BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE.

TOME XXV.

Quatrième Série. — Quatrième Volume.

1893.

BULLETIN SCIENTIFIQUE

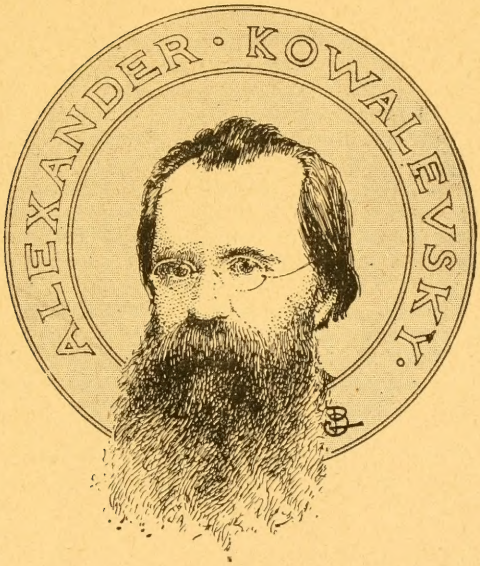
DE LA FRANCE

ET DE LA BELGIQUE,

PUBLIÉ PAR

ALFRED GIARD,

Professeur à la Sorbonne (Faculté des Sciences).



LONDRES,

DULAU & Cᵒ,
Soho - Square . 37.

PARIS,

Georges CARRÉ, Rue Racine, 3;
et
Paul KLINCKSIECK, Rue des Écoles, 53.

BERLIN,

FRIEDLÄNDER & SOHN
N.-W., Carlstrasse, 11.

TABLE

BARON (R.) — Nouvelles considérations théoriques et expérimentales sur la *loi Delbœuf*..... 155

BATAILLON (E.) — La métamorphose du ver à soie et le déterminisme évolutif. *(6 fig. dans le texte)* 18

BONNIER (Gaston.) — Recherches physiologiques sur les plantes parasites..... 77

BONNIER (Jules.) — Note sur les Annélides du Boulonnais : l'*Ophryotrocha pueritis* Clap. et Metsch. et son appareil maxillaire. *(Planches I à IV)*,... 198

BONNIER (J.) et A. GIARD : Contributions à l'étude des Épicarides : XIX, Sur les Epicarides parasites des Arthrostracés et sur quelques Copépodes symbiotes de ces Épicarides *(4 fig. dans le texte et Planches V à XIII)*..... 417

BONNIER (Pierre.) — De la nature des phénomènes auditifs : réfutation de la théorie d'Helmholtz. *(1 fig. dans le texte)*..... 367

DEBRAY (F.) — Liste des Algues marines et d'eau douce récoltées jusqu'à ce jour en Algérie..... 174

DOLLO (L.) — Sur la morphologie de la colonne vertébrale. 1

DOLLO (L.) — Sur le *Lepidosteus suessoniensis*..... 193

33062

GIARD (A.) et J. BONNIER. — Contributions à l'étude des Épicarides : XIX, Sur les Épicarides parasites des Arthrostracés et sur quelques Copépodes symbiotes de ces Épicarides *(Planches V à XIII)*. 417

HERDMAN (W.-A.) — Note on atrial or circumcloacal Tentacles in the *Tunicata*..... 56

HOUSSAY (F.) — A propos des *Éléments d'anatomie comparée* de M. Rémy Perrier..... .. 346

JULIN (Ch.) — Structure et développement des glandes sexuelles, ovogénèse et spermatogénèse chez *Styelopsis grossularia*..... 93

JULIN (Ch.) — Le *corps vitellin de Balbiani* et les éléments de la cellule des Métazoaires qui correspondent au *Micronucleus* des Infusoires ciliés. 295

KŒHLER (R.) — Sur la détermination et la synonymie de de quelques Holothuries *(19 fig. dans le texte)*.. 353

LE DANTEC (F.) — Note sur quelques phénomènes intracellulaires..... 398

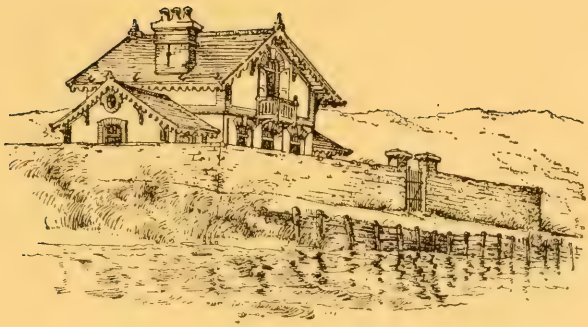
LE MOULT (A.) — Destruction du Hanneton et de sa larve par l'*Isaria densa*..... 494

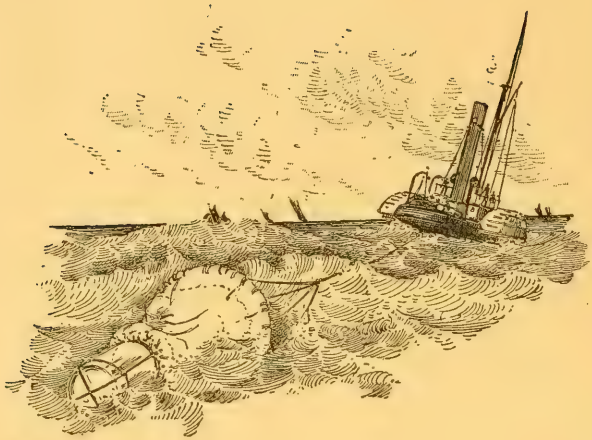
MASSART (J.) — Sur l'irritabilité des Noctiluques..... . 59

MASSART (J.) et VANDERVELDE.— Parasitisme organique et parasitisme social..... 227

VANDERVELDE (E.) — (Voir MASSART).

Le premier fascicule du Tome XXV, de la page 1 à la page 352, est sorti des presses le 23 octobre 1893 ; le deuxième fascicule, de la page 353 à la fin, est paru le 4 septembre 1895.





SUR LA MORPHOLOGIE DE LA COLONNE VERTÉBRALE,

PAR

LOUIS DOLLO,

Conservateur au Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, à Bruxelles.

---

1. Je me propose, dans la présente note, de compléter ma communication sur la morphologie des côtes (1) par une étude sur la morphologie de la colonne vertébrale, — ces deux sujets étant éminemment connexes.

2. En 1891, M. G. A. Boulenger, du British Museum, concluait (2) à l'homodynamie des intercentres (3) et des hæmapophyses (4) chez les Reptiles.

(1) L. Dollo. Sur la Morphologie des Côtes. *Bull. scientif. Giard*, 1892. Vol. XXIV, p. 1.

(2) G.-A. Boulenger. Notes on the Osteology of Heloderma horridum and H. suspectum, with Remarks on the Systematic Position of the Helodermatidæ and on the Vertebræ of the Lacertilia. *Proc. Zool. Soc. London.* 1891, p. 113.

(3) Hypocentres, hypapophyses, *Zwischenwirbelbeine*, *subvertebral wedgebones* des auteurs.

(4) Os en V, chevrons, *untere Bogen*, *lower arches* des auteurs.

3. Je vais m'efforcer de montrer que, contrairement à cette opinion, les intercentres et les hæmapophyses sont hétérodynames chez tous les Vertébrés.

4. J'exposerai, ensuite, mes vues sur la morphogénie de la colonne vertébrale, et j'essaierai de prouver que, seules, elles expliquent tous les faits connus, en même temps qu'elles s'accordent avec ce que j'ai dit récemment de la morphologie des côtes.

I.

LES INTERCENTRES ET LES HÆMAPOPHYSES SONT HÉTÉRODYNAMES CHEZ TOUS LES VERTÉBRÉS

1. — M. Boulenger croit à l'homodynamie des intercentres et des hæmapophyses, chez les Reptiles, pour les raisons ci-après :

1. « No Reptile shows an exogenous hypapophysis together with an autogenous hypapophysis, wedge-bone or chevron on the same centrum » :

2. « The continuity of the series of intercentral autogenous hypapophyses throughout the vertebral column, together with the gradual passage of the wedge-bones into chevrons, is clearly exhibited in *Sphenodon* and the Geckos » ;

3. « The homology of the cervical hypapophyses with the chevrons is further manifested by such Squamata as have the chevrons attached to a single centrum, viz., the *Anguidæ*, *Varanidæ*, and *Mosasauridæ*, having the cervical hypapophyses likewise on the centrum ; whilst those having the chevrons intercentral, viz., the

Agamidæ, *Iguanidæ*, *Lacertidæ*, most *Scincidæ*, *Chamæleontidæ*, etc., have also the cervical hypapophyses so disposed »;

4. « In *Sphenodon* and Geckos, in which the branches of the anterior chevrons are united at the base, the hypapophysis anterior to the first chevron is single, but when the chevrons are V-shaped the hypapophysis preceding them is paired. Such is the case in *Heloderma* and I have observed the same thing in many other Lizards » (1).

II. — Or, il est clair que, si nous trouvons, — chez un seul Vertébré, — un intercentre autogène supportant une hæmapophyse indépendante, — tout ce qui précède tombe de soi-même, — car les hæmapophyses ne pourront plus être identifiées, alors, avec les intercentres, — à moins d'admettre que les premières ne soient pas homologues chez tous les Vertébrés, — ce qui est impossible, comme je l'ai démontré (2), — pour des raisons phylogénétiques (3) et morphologiques (4).

1. Mais, chez les Poissons, — pour ne pas aller plus loin, en ce moment, — les intercentres autogènes supportent des hæmapophyses indépendantes. Exemples : *Amia* (5), *Callopterus* (6). Donc, les intercentres et les hæmapophyses sont hétérodynames. C. Q. F. D.

Comment, maintenant, faire accorder cette conclusion avec les faits rapportés par M. Boulenger sous les chefs 2, 3, 4 ?

(1) G.-A. Boulenger. Heloderma, etc., p. 113.

(2) L. Dollo. Côtes, etc., p. 10.

(3) L. Dollo. Côtes, etc., p. 14 (β, γ).

(4) L. Dollo. Côtes, etc., p. 16 (6, 7).

(5) « .... the ribs » — j'ai montré que ces soi-disant côtes n'en étaient pas, mais étaient de véritables hæmapophyses homologues à celles de tous les autres Vertébrés [L. Dollo. Côtes, etc., p. 16 (7)], — « are now articulated directly with the free intercentra. » G. Baur. On the Morohology of Ribs. *American Naturalist.* 1887, p. 942.

(6) K. A. Zittel. Handbuch der Palæontologie. Palæozoologie. Vol. III, p. 138, fig. 147 *a*. Munich et Leipzig. 1887.

Très simplement. Il suffit d'admettre que, — chez les Reptiles, notamment, — le pont osseux qui ferme les chevrons supérieurement, — quand cela a lieu, — représente l'intercentre, — tandis que l'os en V, — qui le prolonge ventralement, — n'est autre chose que l'hæmapophyse, — et que, tous deux, sont, prématurément, soudés ensemble (1).

2. Pourquoi, chez *Sphenodon*, par exemple, y-a-t-il un intercentre à chaque vertèbre, sauf à partir de l'endroit où les chevrons commencent ?

Cela n'est qu'une apparence. Les intercentres se poursuivent tout le long de la colonne vertébrale, mais, dès que les hæmapophyses se présentent, ils sont synostosés avec elles : sans altération, dans la région antérieure de la queue, là où il y a un pont osseux ; après avoir été séparés en deux moitiés latérales, là où ce pont n'existe plus.

Pourquoi, alors, n'y-a-t-il jamais d'intercentre autogène et d'hæmapophyse indépendante, simultanément, sur la même vertèbre ?

Parce que, — *chez les Reptiles,* — ces éléments se soudent prématurément.

(1) C'est, précisément, le résultat auquel M. G. Baur, Professeur à l'Université de Chicago, a été conduit dans son dernier travail sur ce sujet [« The proximal part of the chevron above the subcaudal blood-vessels represents the intercentrum, the distal part the actinost. In all higher vertebrates the intercentrum aud the actinost are united. » G. Baur. On the Morphology of Ribs and the Fate of the Actinosts of the Median Fins in Fishes. *Journal of Morphology*. 1889. Vol. III, p. 466], — quoiqu'il y soit arrivé par une voie erronée, — comme je l'ai prouvé, il y a peu de temps [L. Dollo. Côtes, etc , p. 10 (2)].

M. Boulenger n'est donc pas fondé à dire (G.-A. Boulenger. Heloderma, etc., p. 113), qu'il se rallie aux vues de M. Baur sur la morphologie de la colonne vertébrale.

Remarquons, ici, que, si notre interprétation est justifiée, ce sont les Reptiles les plus primitifs (en ce qui concerne la colonne vertébrale), qui doivent avoir le mieux conservé l'intercentre, — en d'autres termes, c'est chez eux qu'il faut s'attendre à trouver des chevrons fermés supérieurement par un pont osseux. Or, c'est, exactement, ce qu'on observe, car nous rencontrons, notamment, ces chevrons chez *Sphenodon*, — un Rhynchocéphalien ! — et, parmi les Lacertiliens, chez les Geckos.

Pour la même raison, ce sont aussi les Reptiles les plus primitifs (en ce qui concerne la colonne vertébrale, toujours), qui doivent avoir les chevrons post-centraux [soi-disant intervertébraux. L. Dollo. Côtes, etc., p. 6 (2)], et non hypocentraux. Or, c'est encore cette disposition que nous rencontrons chez *Sphenodon* et chez les Geckos, notamment.

3. Pourquoi, quand les intercentres cervicaux sont postcentraux (soi-disant intervertébraux), les chevrons le sont-ils aussi ? Et pourquoi, quand les intercentres cervicaux sont hypocentraux (soi-disant vertébraux), les chevrons le sont-ils aussi ?

Parce que tous les intercentres se comportent de la même façon, dans toute l'étendue de la colonne vertébrale : s'ils conservent leur position primitive, post-centrale, les hæmapophyses, qui forment, avec les intercentres, dans la région caudale, un système invariable, les hæmapophyses restent post-centrales ; si, au contraire, les intercentres émigrent caudo-cranialement, les hæmapophyses sont entraînées dans ce mouvement.

4. Pourquoi, quand les chevrons sont fermés, supérieurement, par un pont osseux, les intercentres libres les plus voisins sont-ils impairs ? Et pourquoi, quand les intercentres libres sont pairs, les chevrons les plus voisins sont-ils en V ?

Parce que le pont osseux qui ferme le chevron supérieurement, — lorsque cela a lieu, — n'est qu'un intercentre.

Dès lors, si, — dans toute l'étendue de la colonne vertébrale, ou dans une région donnée, — les intercentres gardent leur caractère primitif (je ne dis pas le plus primitif, — soudure des deux moitiés latérales *originelles,* qui eut lieu avant la réunion des hémicentres et avant la synostose des hæmapophyses aux intercentres), — les chevrons ont un pont osseux.

Si, inversement, les intercentres se résolvent, à nouveau, en deux moitiés latérales, les chevrons reprennent la forme en V, mais, maintenant, l'extrémité libre de chaque branche du V se termine par une portion d'intercentre (1) (encore

(1) Les chevrons des Reptiles ne seraient donc que partiellement homologues aux hæmapophyses des Poissons ; ils correspondraient à : hæmapophyses + intercentres.

Mais cela n'empêche pas que les hæmapophyses des Reptiles, — considérées isolément, c'est-à-dire en faisant abstraction de l'élément intercentral qui y est soudé, — soient totalement homologues aux hæmapophyses des Poissons.

Phylogénétiquement, nous comprenons très bien comment les hæmapophyses des Reptiles ont pu se souder aux intercentres sus-jacents.

Si, au contraire, les hæmapophyses des Poissons et celles des Reptiles étaient originellement hétérologues, — les unes représentant des apophyses d'intercentres et les autres des côtes, par exemple, — pour faire descendre les seconds des premiers, — il faudrait supposer que les hæmapophyses de ceux-ci aient complètement disparu et aient

une preuve que l'évolution n'est pas réversible) (1).

III. — En admettant, donc, que, — là où l'intercentre autogène et l'hæmapophyse indépendante ne coexistent pas simultanément sur la même vertèbre, — ces éléments sont prématurément soudés ensemble, — on peut expliquer toutes les observations de M. Boulenger, — en évitant de se servir d'une morphologie spéciale pour les Reptiles, et d'une autre pour les Batraciens (voir plus bas) et les Poissons, — et sans cesser de dire que : chez tous les Vertébrés, les côtes sont homologues aux côtes, et les hæmapophyses aux hæmapophyses (2).

II.

MORPHOGÉNIE DE LA COLONNE VERTÉBRALE.

I. — 1. Pour plus de clarté, j'adopterai, dans ce qui va suivre, la méthode synthétique.

2. Selon moi, la vertèbre osseuse la plus primitive se composait des éléments ci-après, isolés et formés, chacun, de deux moitiés latérales (3) :

été remplacées par d'autres, — d'ailleurs semblables et protégeant les mêmes organes, — mais d'une nature morphologique différente : ce qui est absolument peu probable.

Par conséquent, — au point de vue phylogénétique, — il est essentiel de distinguer entre deux organes qui ne sont que partiellement homologues, — et deux organes originellement hétérologues.

(1) L. Dollo. Côtes, etc., p. 9.

(2) L. Dollo. Côtes, etc., p. 18.

(3) Donc de : 2 hémineurépines + 2 hémineurarcuaux + 2 hémicentres + 2 hémi-intercentres + 2 hémihæmarcuaux + 2 hémihæmépines.

VERTÈBRE OSSEUSE LA PLUS PRIMITIVE :	I. NEURAPOPHYSES.	1. Neurépine (2). 2. Neurarcual (3).		Côtes (8).
			Moelle épinière.	
	II. CORPS (1).	1. Centre (4).		
			Notocorde.	
		2. Intercentre (5).		
			Artère et veine caudales.	
	III. HÆMAPOPHYSES.	1. Hæmarcual (6). 2. Hæmépine (7).		

II. — 1. Je ne connais aucun Vertébré, vivant ou fossile, chez lequel tous ces éléments existent simultanément, à l'état isolé, soit d'une façon permanente, soit temporairement.

2. Chez tous, ils ont partiellement disparu : par rudimentation, puis agénésie, — ou par synostose.

3. Mais, tel, qui ne se voit plus chez un type déterminé, s'est conservé chez un autre, et réciproquement, — de sorte qu'en com-

(1) Région périnotocordale de la vertèbre (P. ALBRECHT. Die Epiphysen und die Amphiomphalie der Säugethierwirbelkörper. *Zoologischer Anzeiger.* 1879, p. 162).

(2) Apophyse épineuse ; anarcual (P. ALBRECHT. Ueber den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbelthiere gelegenen Wirbel, und den Nervus spinalis I s. proatlanticus. *Zoologischer Anzeiger.* 1880, p 473).

(3) Pédicules des neurapophyses, portant les zygapophyses et supportant la neurépine.

(4) Par suite de l'alternance des segmentations protovertébrale et vertébrale, chaque centre (et probablement aussi chaque intercentre) est encore divisé en une moitié antérieure (*precentridium*) et en une moitié postérieure (*postcentridium*) [P. ALBRECHT. Note sur la présence d'un rudiment de proatlas sur un exemplaire de Hatteria punctata. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.* 1883. Vol. II, p. 189]. Mais je ne tiens pas compte, ici, de ces éléments, car ils sont bien antérieurs à l'ossification et n'ont rien à faire avec elle.

(5) Originellement, aussi développé que le centre et en contact avec celui-ci le long de la suture centro-intercentrale, dirigée de haut en bas et d'arrière en avant, — comme dans *Callopterus* (K. A. ZITTEL. Palæozoologie, etc. Vol. III, p, 138, fig. 147 *a*). Le centre et l'intercentre primitifs n'étaient donc pas entièrement périnotocordaux.

(6) *Pleural arch, pleuroids* (G. BAUR. On the Morphology of Ribs. p. 945).

(7) *Pleural spine* (G. BAUR. On the Morphology of Ribs, p. 945).

(8) Originellement, une seule paire de côtes unicipitales articulant à mi-hauteur de la suture centro-intercentrale.

binant les diverses données ainsi recueillies de droite et de gauche, on arrive à reconstituer la vertèbre osseuse la plus primitive, — ainsi que je l'ai fait plus haut : c'est ce que je vais essayer de montrer en détail.

4. Et d'abord, il est bien évident que, si je réussis à établir la réalité des six éléments de la vertèbre osseuse la plus primitive, — leur origine par moitiés latérales se trouvera, en quelque sorte, prouvée du même coup, — à cause du plan de symétrie des Vertébrés (1).

5. Les neurapophyses sont isolées du corps de la vertèbre chez tous les Vertébrés, d'une façon temporaire, — et chez un grand nombre d'entre eux, d'une façon permanente.

6. J'ai fait voir, ci-dessus, que les hæmapophyses étaient indépendantes des intercentres, — et, par conséquent, sont, aussi, distinctes du corps de la vertèbre.

7. La neurépine est séparée du neurarcual : d'une façon permanente, chez *Euchirosaurus* (2) et chez *Actinodon* (3) ; d'une façon temporaire, dans les vertèbres dorsales des Ongulés (4).

8. Le centre est isolé de l'intercentre chez la plupart des Vertébrés, d'une façon permanente.

(1) La preuve la plus frappante de la formation des vertèbres par moitiés latérales est, évidemment, l'existence d'*hémivertèbres* isolées (P. Albrecht. Note sur une hémivertèbre gauche surnuméraire de *Python Sebæ*. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.* 1883. Vol. II).

(2) A. Gaudry. Les enchaînements du monde animal dans les temps géologiques : Fossiles primaires, p. 271. Paris, 1883.

(3) A. Gaudry. Les Reptiles de l'époque permienne aux environs d'Autun. *Bull. Soc. géol. France*. 1878-79. Vol. VII, p. 62.
— A. Gaudry. L'Actinodon. *Nouv. Arch. Mus. Paris*. 1887, p. 13.

(4) P. Albrecht. Ueber den Proatlas, etc., p. 473.
Le musée de Bruxelles possède un squelette de fœtus d'*Oreas canna* (469), d'ailleurs parfaitement *normal*, qui montre admirablement la neurépine isolée du neurarcual, sur *toutes* les vertèbres qui ont une apophyse épineuse ossifiée.

9. L'hæmépine est encore séparée de l'hæmarcual chez les Poissons. Exemple : *Amia* (1).

III. — 1. Tout naturaliste au courant des questions relatives à la morphologie de la colonne vertébrale reconnaîtra, immédiatement, qu'en partant de la vertèbre osseuse la plus primitive, telle que je l'ai rétablie, on peut expliquer, simplement et rationnellement, les diverses structures qu'on rencontre dans l'axe squelettique des Vertébrés, — et cela, sans être conduit à admettre des interprétations aussi peu vraisemblables que celle de l'hétérologie des hæmapophyses dans l'embranchement dont il s'agit.

2. Je n'examinerai donc pas, dans cette courte notice, tous les cas qui peuvent se présenter. Je me bornerai à traiter ceux que je considère comme difficiles, — dans les autres théories, — soit qu'ils aient été mécompris, — soit qu'on n'ait pas même essayé de s'en rendre compte, — afin de faire voir combien il est aisé de les éclaircir à présent.

3. **Euchirosaurus** (2). *Vertèbre dorsale* : Neurépine + Neurarcual + 2 hémicentres (pleurocentres, Gaudry) + Intercentre (hypocentre, Gaudry).

Eryops (3). *Vertèbre dorsale* : Neurapophyses + 2 hémicentres (pleurocentres, Cope) + Intercentre (cunéiforme).

Cricotus (4). *Vertèbre caudale* : Neurapophyses + Centre + [Intercentre (discoïdal) + Hæmapophyses (5)].

Chelydosaurus (6). *Vertèbre dorsale* : Neurapophyses + 2 hémicentres (pleurocentra, Fritsch) + Intercentre (hypocentrum arcale,

(1) K. A. Zittel. Palæozoologie, etc. Vol. III, p. 139, fig. 148 *b*.

(2) A. Gaudry. Fossiles primaires, etc., p. 271.

(3) E. D. Cope. The Batrachia of the Permian Period of North America. *American Naturalist*. 1884, p. 33.

(4) E. D. Cope. The Batrachia, etc., p. 36.

(5) Je place, ainsi, entre crochets les éléments, qui, sans avoir cessé de coexister, sont, maintenant, synostosés entre eux.

(6) A. Fritsch. Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Prague, 1885. Vol. II, p. 24.

— G. Baur. Ueber die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten. *Biologisches Centralblatt*. 1886. Vol VI, p. 357.

FRITSCH) + Hæmapophyses (noduleuses) (hypocentrum pleurale, FRITSCH).

Vertèbre caudale : Neurapophyses + 2 hémicentres (pleurocentra, FRITSCH) + Intercentre (hypocentrum, FRITSCH) + hæmapophyses (ypsiliformes) (untere Wirbelbogen, FRITSCH).

Et ainsi se trouve résolue l'énigme de l'*hypocentrum pleurale* (1).

Et ainsi, aussi, se trouve prouvée l'existence d'hæmapophyses indépendantes des intercentres autogènes chez les Batraciens (2).

Archegosaurus (3). *Vertèbre caudale* : Neurapophyses + 2 hémicentres (seitliche Keile, MEYER, — pleurocentres, BAUR) + 2 hémiintercentres (hypocentrum pleurale, BAUR) + hæmapophyses (unterer Bögen, MEYER).

Trimerorhachis (4). *Vertèbre dorsale* : Neurarcual (5) + 2 hémicentres (pleurocentres, COPE) + Intercentre.

Discosaurus (6). *Vertèbre dorsale* : 2 hémineurapophyses (7) + 2 hémicentres (pleurocentres, CREDNER) + Intercentre.

Sphenodon (8). *Vertèbre caudale* : [Neurapophyses + Centre] + [Intercentre + Hæmapophyses] (9).

(1) « Das Hypocentrum pleurale ist bis jetzt nur bei *Chelydosaurus* bestimmt nachgewiesen worden. Ueber sein Schicksal, während der Entwicklung der Amnioten, wissen wir bis jetzt gar nichts ». G. BAUR. Morphogenie, etc., p. 360.

(2) Comme je l'ai annoncé plus haut (voir p. 8, III).

(3) H. v. MEYER. Reptilien aus der Steinkohlen-Formation in Deutschland. *Palæontographica*. 1856-58. Vol. VI, p. 104.

« .... Hypocentrum pleurale....; die Angaben H. v. MEYER'S lassen übrigens vermuten, dass dieses Element in den Kaudalwirbeln von *Archegosaurus* zugegen war ». G. BAUR. Morphogenie, etc., p. 357.

(4) E. D. COPE. The Batrachia, etc., p. 32.

(5) La neurépine ne serait point ossifiée, ici, comme dans la majeure partie des vertèbres du fœtus d'*Oreas canna* (L. DOLLO. Note sur le Batracien de Bernissart. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.* 1884. Vol. III, p. 88).

(6) H. CREDNER. Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen' schen Grundes bei Dresden. *Zeitschrift d. deutsch. geol. Gesell.* 1883. Vol. XXXV, p. 294, et 1890. Vol. XLII, p. 273.

(7) Hémineurapophyse = Hémineurépine + Hémineurarcual. Ici, ces deux éléments se sont synostosés entre eux, de chaque côté, — au lieu que les deux hémineurépines forment la neurépine isolée, — et que les deux hémineurarcuaux forment le neurarcual autogène.

(8) G. BAUR. On the Phylogenetic Arrangement of the Sauropsida. *Journal of Morphology*. 1887. Vol. I, p. 101.

(9) Je m'efforcerai d'établir, plus loin, que les intercentres sont homonomes (E.

4. Remarquons, sans insister davantage puisque nous avons déjà éclairci ce point plus haut, que les observations 2, 3, 4 de M. BOULENGER s'interprètent facilement, dans le sens que j'ai indiqué, en partant de la vertèbre osseuse la plus primitive telle que je l'ai reconstituée.

5. Notons, en passant, qu'il y a quatre types de corps de vertèbres, quant aux proportions relatives du centre et de l'intercentre.

Ce sont :

Centre égal à l'intercentre, tous deux cunéiformes..... Ex. : *Callopterus* (1).

Centre prédominant sur l'intercentre, ce dernier cunéiforme..... Ex. : *Sphenodon* (2).

HÆCKEL. Generelle Morphologie der Organismen. Berlin. 1866. Vol. I, p. 311 ; C. GEGENBAUR. Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig. 1878, p. 67) aux centres. On sait, d'autre part, que les hæmapophyses sont homonomes aux neurapophyses (G. BAUR. On the Morphology of Ribs, p. 942).

Il n'est donc pas plus étonnant de voir les hæmapophyses se souder aux intercentres, — que de constater la synostose de leurs homonomes, les neurapophyses, avec les homonomes des intercentres, les centres, — disposition à cause de laquelle personne n'a jamais prétendu que les neurapophyses de la région caudale de *Sphenodon* soient de simples prolongements du centre. Nouvelle preuve que le pont osseux, qui ferme, supérieurement, les chevrons du Reptile néo-zélandais, n'est autre chose que l'intercentre coossifié avec les hæmapophyses.

D'ailleurs, que les hæmapophyses soient soudées, ou non, aux intercentres, cela ne change rien à leur valeur morphologique. N'y-a-t-il pas, parmi les Mosasauriens, des genres à chevrons libres (*Hainosaurus*, *Lestosaurus*, *Plioplatecarpus*, *Prognathosaurus*, *Tylosaurus*), et d'autres à chevrons synostosés (*Edestosaurus*, *Mosasaurus*) ? (L. DOLLO. Première note sur les Mosasauriens de Maestricht. *Bull. Soc. belg. Géol., Paléont., Hydr.* 1890. Vol. IV, p. 163). Oserait-on dire, pour cela, que tous ces chevrons ne sont pas homologues ?

(1) K.-A. ZITTEL. Palæozoologie, etc. Vol. III, p. 138, fig. 147 *a*.

(2) P. ALBRECHT, etc., p. 190.

Je dois avouer que, malgré l'avis contraire de MM. E. D. COPE, Professeur à l'Université de Pensylvanie, à Philadelphie (E. D. COPE. The Batrachian Intercentrum. *American Naturalist*. 1886, p. 76 ; E. D. COPE. The Intercentrum in Sphenodon. *American Naturalist*. 1886, p. 175 ; E. D. COPE. On the Intercentrum of the terrestrial Vertebrata. *Trans. Amer. Phil. Soc. Philadelphia*. 1886. Vol. XVI, p. 243), et BAUR (G. BAUR. Morphogenie, etc., p. 355), il me paraît difficile d'admettre que *Sphenodon* ait, un jour, possédé une colonne vertébrale du type de celle de *Cricotus*.

Car, si l'intercentre, une fois discoïdal, était devenu rudimentaire. — ce que suppose, évidemment, l'interprétation de MM. COPE et BAUR, — il me semble qu'il se serait uniformément aminci jusqu'à disparaître, — et que les hæmapophyses auraient simplement émigré sur le centre, — phénomène dont il existe de nombreux exemples.

Intercentre prédominant sur le centre, ce dernier cunéiforme..... Ex. : *Eurycormus*(1). *Euthynotus* (2).

Centre égal à l'intercentre, tous deux discoïdaux..... Ex. : *Amia* (3). *Cricotus* (4).

Parmi les corps des vertèbres qui nous paraissent simples, chez les Vertébrés vivants ou fossiles, il peut donc y en avoir de quatre valeurs morphologiques différentes (5), — et il importe de les distinguer soigneusement dans l'établissement des liens phylogénétiques.

6. Quelle est l'origine des côtes bicipitales ?

M. Baur nous dit :

« The ribs are originally one-headed aud connected with well-developed intercentra (6) ».

Puis :

« The tuberculum is certainly a secondary development of the rib, going hand in hand with the rudimentation of the intercentrum, giving a better connection to the rib (7) »

Je ne puis accepter cette interprétation, — car, nous connaissons tant d'exemples de migrations de l'articulation costo-vertébrale (8),

Si, par impossible, les naturalistes prémentionnés avaient raison, — ce qui ne changerait absolument rien à ma reconstitution de la vertèbre osseuse la plus primitive, — ce serait une nouvelle preuve que le pont osseux, qui ferme, supérieurement, les chevrons de *Sphenodon*, représente bien l'intercentre, — qui ne serait plus ossifié que là où il doit supporter les hæmapophyses.

(1) K. A. Zittel. Palæozoologie, etc. Vol. III, p. 138, fig. 147 *b*.

(2) K. A. Zittel. Palæozoologie, etc., Vol. III, p. 138, fig. 146 *a*.

(3) G. Baur. On the Morphology of Ribs, p. 942.

— K. A. Zittel. Palæozoologie, etc. Vol. III, p. 139, fig. 148 *b*.

(4) E. D. Cope. The Batrachia, etc., p. 36.

(5) 1. Corps formé par la synostose de centres et d'intercentres égaux et cunéiformes.
2. Corps formé uniquement par le centre, l'intercentre ayant disparu.
3. Corps formé uniquement par l'intercentre, le centre ayant disparu.
4. Corps formé par la synostose de centres et d'intercentres égaux et discoïdaux

(6) G. Baur. On the Morphology of Ribs, p. 945.

(7) G. Baur. On the Morphology of Ribs, p. 944.

(8) M. Baur en cite lui-même (G. Baur. On the Morphology of Ribs, p. 944).

— dans le sens cranio-caudal (ou inversement) et dans le sens dorso-ventral (ou inversement), — que je suis convaincu qu'au moment où l'intercentre aurait, par sa rudimentation, cessé d'offrir un appui suffisant à la côte, — celle-ci aurait remonté vers le centre, plutôt que de créer une articulation nouvelle.

Et la meilleure preuve en faveur de cela, c'est que, là où les intercentres ont disparu dans la région thoracique (Crocodiliens, Oiseaux), la tête de la côte a persisté, en même temps que le tubercule, mais elle est en relation avec le centre.

Ce n'est pas tout : Chez les Oiseaux, dans la région thoracique comme dans la région cervicale, le cordon principal du grand sympathique passe entre la tête et le tubercule de la côte (1).

Si, comme le veut M. Baur, l'articulation tuberculaire est une articulation secondaire, nous rétablirons l'état primitif de l'articulation costo-vertébrale en supprimant cette articulation tuberculaire. Faisons-le. Qu'obtenons-nous alors ? Le cordon principal du grand sympathique aurait été, originellement, situé en dehors du système costal, — résultat évidemment inadmissible.

Par conséquent, le tubercule de la côte n'est pas une articulation secondaire.

Quelle est donc l'origine des côtes bicipitales ?

Primitivement, il y avait une seule paire de côtes unicipitales par vertèbre, — l'articulation costo-vertébrale se faisant au moyen du tuberculum et à mi-hauteur de la suture centro-intercentrale.

Par la suite, — généralement, — dans la région précaudale, — en raison du développement de la cavité viscérale, — les hæmapophyses s'épanouirent, — s'étalant jusqu'à la rencontre des côtes, — puis, s'y soudant, donnèrent naissance aux côtes bicipitales.

La tête et le cou de la côte bicipitale ne seraient donc rien autre chose que l'hæmapophyse, secondairement rattachée au système costal.

(1) H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. *Aves* (H. Gadow). Leipzig et Heidelberg. 1888.

« Der Grenzstrang des Halssympathicus verläuft innerhalb des von den verkümmerten Halsrippen und ihren Wirbeln umschlossenen Canalis transversarius, wobei der Grenzstrang von der Arteria vertebralis begleitet wird. » (p. 394).

« Die eine, stärkere, ist die Fortsetzung des tiefen Halsstranges und verläuft durch die vom Capitulum und Tuberculum der Rippe gebildeten Œffnung, ... » (p. 395).

C'est ce que je vais essayer de démontrer.

Et, en effet :

A. On a observé que chaque côte bicipitale est formée par la soudure prématurée de deux éléments unicipitaux indépendants superposés dorso-ventralement (1) ;

B. Chez le Marsouin, normalement, la tête et le cou de la côte ont d'abord une existence autogène (2) ;

C. Chez certains Poissons, à l'état adulte, il y a, à droite et à gauche de chaque vertèbre, deux éléments unicipitaux indépendants superposés dorso-ventralement : l'élément dorsal, c'est la côte ; l'élément ventral, c'est l'hæmapophyse, puisqu'il passe graduellement aux hæmapophyses typiques, quand on se dirige vers la queue (3) ;

D. Dans la queue, où se rencontrent les hæmapophyses typiques, il n'y a jamais de côtes bicipitales (4) ;

E. Chez *Chelydosaurus*, où il y a des hæmapophyses (hypocentrum pleurale, Fritsch) noduleuses dans le tronc, les côtes thoraciques sont unicipitales (5) ;

F. Chez *Discosaurus*, la tête de la côte articule avec l'intercentre. Pourquoi ? Parce que les hæmapophyses sont, originellement, supportées par les intercentres, — et parce qu'elles gardent, ici, leurs connexions primitives lors de leur épanouissement dans le tronc, — quand elles deviennent la tête et le cou des côtes (6) ;

G. Chez *Sphenodon*, la tête, — ligamenteuse, — de la côte articule avec l'intercentre. Pourquoi ? Parce que les hæmapophyses

(1) A. Goette. Beiträge z. vergleich. Morphol. d. Skeletsystems d. Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhange. *Archiv. f. mikroskop. Anatom.* 1879. Pl. IX.

(2) P. Albrecht. Note sur un sixième costoïde cervical chez un jeune Hippopotamus amphibius. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.* 1882. Vol. I, p. 198.

(3) L. Dollo. Côtes, etc., p. 16 (6).

(4) L. Dollo. Côtes, etc., p. 18 (10, β).

(5) A. Fritsch. Fauna, etc. Vol. II, p. 26.
« *Rippen*..... am proximalen Ende einfach verdickt, ohne deutliches Capitulum und Tuberculum..... ».

(6) H. Credner. Stegocephalen, etc. Vol. XLII. p. 275.

sont, originellement, supportées par les intercentres, — et parce qu'elles gardent, ici encore, leurs connexions primitives lors de leur épanouissement dans le tronc, — quand, — après être devenues la tête et le cou des côtes, — elles cessent d'être ossifiées (1);

H. Chez les Oiseaux, le cordon principal du grand sympathique est emprisonné entre la tête et le cou des côtes. Pourquoi ? Parce que, lors de la rotation qu'elle a subie autour de son extrémité proximale, — au moment de son épanouissement dans la région du tronc, — quand elle est devenue la tête et le cou de la côte, — l'hæmapophyse a saisi, dans la bifurcation osseuse ainsi créée, les organes situés dans le voisinage immédiat de la colonne vertébrale (2).

Remarquons que, si nous rétablissons l'état primitif, — en supprimant la tête et le cou de la côte, — le cordon principal du grand sympathique reste placé à l'intérieur du système costal.

7. Quelle est l'origine des lymphapophyses des Ophidiens et des Lacertiliens serpentiformes ? (3)

Supposera-t-on qu'il s'agit, là, d'une bifurcation accidentelle, secondairement fixée ? Elle se serait reproduite bien fréquemment alors, et les causes de sa fixation aussi !

N'est-il pas plus naturel d'admettre, — remarquons que les lymphapophyses ne coexistent jamais, sur la même vertèbre, soit avec des côtes, soit avec des hæmapophyses, — que la branche dorsale des lymphapophyses n'est autre chose que la côte, — et que la branche ventrale représente l'hæmapophyse épanouie ?

La lymphapophyse ne serait donc qu'une sorte de côte bicipitale dont la bifurcation serait tournée vers le dehors, au lieu de regarder vers la colonne vertébrale.

8. Je ne vois, quant à présent, aucune difficulté à admettre, avec M. Baur (4), que :

(1) G. Baur. The Ribs of Sphenodon. *American Naturalist.* 1886, p. 979.

(2) H. Gadow. *Aves*, etc., pp. 394 et 395.

(3) O. Salle. Unters. üb. d. Lymphapophysen d. Schlangen u. Schangenähnlichen Saurier. *Inaug.-Diss.* (*Göttingen*). Leipzig. 1880.

(4) G. Baur. On the Morphology of Ribs, p. 945.

« The part of the intercentrum, centrum, or neuroid (lisez : neurapophyses) to which the capitulum is articulated, may retain the name *parapophysis* ; the part of the centrum or neuroid (lisez : neurapophyses) to which the tuberculum is articulated, may retain the name *diapophysis* ».

9. Et, ainsi, nous avons une morphogénie de la colonne vertébrale, dans laquelle, chez tous les Vertébrés : les côtes sont homologues aux côtes, et les hæmapophyses aux hæmapophyses.

IV. — D'ailleurs, notre reconstitution de la vertèbre osseuse la plus primitive résulte non seulement des faits observés, mais encore de l'architectonique même de l'axe squelettique des Vertébrés.

En effet, si nous considérons la région périnotocordale de la colonne vertébrale osseuse d'un type, à ce point de vue très primitif, — *Callopterus* (1), par exemple, — nous constatons que tout y est disposé ventralement comme dorsalement. Et notamment, que, si nous lui faisons subir une rotation de 180° autour de l'axe longitudinal de la notocorde, les intercentres viendront occuper la place des centres, — et réciproquement (2). Les premiers sont donc homonomes aux seconds.

Il est, dès lors, très naturel que les intercentres portent des pièces homonomes à celles que soutiennent les centres. Et puisque les centres sont surmontés des neurapophyses, les intercentres devront servir d'appui à des hæmapophyses, homonomes à ces neurapophyses (3). Nouvelle preuve de l'indépendance originelle des hæmapophyses et des intercentres.

Mais, il y a plus. Les hæmapophyses se décomposent, nettement,

(1) K. A. Zittel. Palæozoologie, etc. Vol. III, p. 138, fig. 147 *a*.

(2) Pour que la superposition soit parfaite, il faudrait, en outre, faire tourner l'ensemble de la colonne vertébrale, de 180°, autour d'un axe vertical.

(3) La ressemblance des hæmapophyses et des neurapophyses est telle que, — dans la région caudale d'*Amia*, par exemple, — on voit l'hæmarcual porter de curieux prolongements horizontaux, — rappelant tout à fait les zygapophyses du neurarcual.

— chez *Amia* (1), par exemple, — en hæmarcual et hæmépine. Leurs homonomes, les neurapophyses, doivent, d'après cela, se décomposer aussi en neurarcual et neurépine. Autre preuve de l'indépendance originelle de ces deux derniers éléments.

Quant à la formation de la vertèbre osseuse la plus primitive par moitiés latérales, elle découle, en dehors de l'observation, de l'existence du plan de symétrie des Vertébrés, ainsi que je l'ai dit plus haut (2).

Bruxelles, le 25 Août 1892.

(1) K. A. Zittel. Palæozoologie, etc. Vol. III, p. 139, fig. 148 *b*.

(2) Depuis l'impression de mon travail sur le morphologie des côtes, j'ai pris connaissance d'une note de M. B. Hatschek, professeur à l'Université de Prague, sur le même sujet (B. Hatschek. Die Rippen der Wirbeltiere. *Verhandl. d. Anatom. Gesells.*, 1889, p. 113). Les observations y relatées sont en parfait accord avec ce que j'ai dit. Seulement, les côtes des Stapédifères ne sont nullement des « neue Gebilde », comme le veut le zoologiste autrichien : ce sont simplement les côtes de *tous* les Vertébrés. Quant à ce qu'il appelle les côtes des Poissons, ce sont les hæmapophyses épanouies.

LA MÉTAMORPHOSE
DU VER A SOIE ET LE DÉTERMINISME EVOLUTIF,

PAR

E. BATAILLON,

Dr ès Sciences,

Préparateur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Lyon.

SOMMAIRE :

INTRODUCTION.

I. — ÉTUDE DES FONCTIONS DE NUTRITION PENDANT LA MÉTAMORPHOSE.

— CIRCULATION.

Modifications du rythme circulatoire.
Conclusions.

— RESPIRATION.

Élimination de l'acide carbonique.
Acide carbonique total aux stades successifs de la métamorphose.

— FONCTION GLYCOGÉNIQUE.

Quelques mots de critique expérimentale.
Le glycogène pendant la métamorphose.
Le sucre pendant la métamorphose.
Conclusions.

— RÉSULTATS GÉNÉRAUX DE CETTE ÉTUDE DES FONCTIONS DE NUTRITION.

II. — DOCUMENTS RELATIFS AUX CONDITIONS DE L'ÉTAT ASPHYXIQUE DANS LA MÉTAMORPHOSE DU VER A SOIE.

— LE MILIEU INTÉRIEUR SUBIT UNE DÉPRESSION A PARTIR DE LA MONTÉE ET CETTE DÉPRESSION PEUT ENTRAINER DES TROUBLES RESPIRATOIRES.

— EXPÉRIMENTATION.

Influence de la dépression.

Exp. N° 1. Vers soumis à la dépression dans une atmosphère d'o. pur.

Exp. N° 2. Vers soumis à la dépression dans un courant d'air normal.

Influence de la transpiration cutanée.

Exp. N° 3. Dépression avec atmosphère d'o. pur constamment desséchée.

Exp. N°s 4, 5 et 6. Sur l'élimination de l'eau.

III. — CONCLUSION. LA MÉTAMORPHOSE PAR L'ASPHYXIE ET LE DÉTERMINISME ÉVOLUTIF.

RÉSULTATS GÉNÉRAUX.

LA MÉTAMORPHOSE PAR L'ASPHYXIE CHEZ LES INSECTES.

LE DÉTERMINISME ÉVOLUTIF.

*
* *

INTRODUCTION.

J'aborde un problème très complexe ; et le titre adopté semblera trop compréhensif lorsqu'on connaîtra le point de vue restreint que je veux embrasser.

Les détails morphologiques de l'évolution du Bombyx, la croissance du Ver avec les quatre mues successives qui le conduisent à la taille maxima et au filage de la soie, la transformation en chrysalide qui s'effectue dans le cocon après une cinquième mue, la sortie du papillon qui dégagé du tégument nymphal ouvre sa prison en ramollissant et dissociant avec sa bave une extrémité du cocon pour

se livrer à l'instinct sexuel et accomplir son rôle générateur : tous ces faits fondamentaux et bien connus ne doivent point fixer mon attention.

Ces merveilles de l'évolution que l'on appelle *métamorphoses* présentent à l'esprit scientifique autre chose qu'une succession régulière de stades rattachés par un lien mystérieux. En vain on poussera plus loin l'analyse, en vain l'œil de l'observateur aidé du microscope aura scruté les plus infimes détails de l'organisation du ver et suivi les modifications qui se produisent aux âges successifs, le lien nous manquera ; et tant qu'il ne sera représenté que par des formules sans signification précise (hérédité, adaptation, répétition des stades ontogéniques, etc....) nous ne serons point satisfaits ; car celui qui touche aux problèmes biologiques part de ce principe que les mystères naturels n'existent pas.

J'ai donc cherché le mot d'une énigme difficile. Mais, que de termes dans l'énigme d'une évolution! L'édifice des connaissances à accumuler sur un pareil sujet doit s'étayer sur les résultats acquis dans toutes les branches de la biologie. Le travail de plusieurs générations est nécessaire pour lui donner une forme, forme incesssamment renouvelée et renouvelable ; car lorsqu'on cherche à saisir le jeu complexe de la machine vivante, on n'ignore jamais qu'un déterminisme établi aujourd'hui peut être modifié demain. Les matériaux accumulés persistent : ce sont les faits ; mais le sens général de l'édifice peut avoir changé.

Donc, à cet édifice biologique qui a pour objet la Métamorphose des Insectes en général, celle du Ver à soie en particulier, j'apporte quelques pierres. Et, pour justifier mon titre, j'ajoute qu'elles ont trouvé place dans un plan.

En abordant cette étude, j'avais l'intention de rapprocher, comme je l'ai fait pour les Amphibiens (1) les modifications fonctionnelles et les changements morphologiques. Les phénomènes histolytiques surtout méritaient l'attention particulière que je leur avais donnée dans une autre groupe. Mais ici, le problème est beaucoup plus complexe ; et l'évolution même de la fonction m'a fait voir l'horizon morphologique si vaste qu'une ou plusieurs saisons d'observations

(1) E. Bataillon. Recherches anatomiques et expérimentales sur la Métamorphose des Amphibiens Anoures. *Ann. de l'Univ. de Lyon*, T. II, fasc. 1, 1891

seront nécessaires pour compléter ce nouvel ordre de recherches.

Je n'envisagerai donc que le côté physiologique de la question et cette première étude comprendra deux parties.

Dans la première, j'indiquerai les modifications subies par les fonctions circulatoire, respiratoire, et glycogénique.

Dans la seconde, je chercherai à les expliquer en m'aidant de l'expérimentation.

La conclusion sera une interprétation générale du phénomène de la métamorphose, interprétation basée sur une comparaison avec le déterminisme établi chez les Anoures.

Les observations concernant le rythme circulatoire ont été faites au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Lyon. Mais la partie la plus importante de ces recherches nécessitait l'outillage physiologique. J'adresse toutes mes remerciments à M. le professeur Dubois qui avec sa bienveillance ordinaire a mis à ma disposition toutes les ressources dont il dispose. Je dois aussi des remerciments à M. Couvreur, chef des travaux de physiologie qui m'a prêté un concours amical dans l'expérimentation, en particulier pour l'étude de la fonction glycogénique.

Les faits principaux concernant cette fonction ont été brièvement consignés dans une note en collaboration adressée récemment à la Société de Biologie.

Enfin, je manquerais à un devoir de reconnaissance en ne citant pas encore à cette place M. le professeur Raulin et M. Dusuzeau, Directeur du Laboratoire d'Études de la Soie qui ont bien voulu mettre à ma dispositinn pour ce travail des élevages considérables.

* *
*

I.

ÉTUDE DES FONCTIONS DE NUTRITION PENDANT LA MÉTAMORPHOSE.

CIRCULATION.

J'aborde en premier lieu l'étude de la Circulation, parce que c'est elle qui m'a fourni les premiers résultats et m'a suggéré toutes ces recherches.

Si l'on sort un ver de son cocon vers le troisième jour du filage, on constate, dans les contractions du vaisseau dorsal, des modifications curieuses et aussi constantes que faciles à saisir : *ce sont des inversions périodiques dans la direction de l'onde sanguine.* Au lieu de cheminer d'arrière en avant, comme on le voit normalement chez le ver et comme c'est le cas général chez les Arthropodes, cette onde progresse d'avant en arrière ; et pendant des périodes qui, au stade considéré, l'emportent de beaucoup sur les intervalles de circulation régulière. Par exemple, après avoir suivi pendant une demi-heure le courant anormal avec une moyenne de 15 contractions par minute, je voyais les battements devenir subitement plus pénibles, l'onde tendant à refluer en avant à l'extrémité postérieure comme si le sang s'accumulait en ce point ; puis, après une période d'indécision pouvant durer quelques secondes, reparaissait la circulation régulière toujours plus active (moyenne de 25). Cette nouvelle période durait environ 5 minutes ; et, après le même moment d'indécision dont j'ai parlé, se rétablissait la circulation anormale. Pendant plusieurs heures, les intervalles se succèdent régulièrement et présentent sensiblement la même durée.

Ces faits avaient fixé mon attention, non seulement parce que je ne les trouvais signalés nulle part et que les cas de ce genre sont assez rares dans le règne animal, mais aussi et surtout parce qu'ils

coïncident avec l'apparition d'un phénomène caractéristique des métamorphoses, l'histolyse.

Or, sans insister davantage sur des observations développées ailleurs, j'ai montré, dans mon mémoire sur la métamorphose des Amphibiens, comment les troubles respiratoires qui sont le point de départ de la transformation larvaire sont accompagnés de troubles circulatoires que l'on peut considérer comme consécutifs. La question se posait de savoir si les mêmes conditions physiologiques qui, chez les Amphibiens, concourent à un état asphyxique et permettent une interprétation scientifique de la Métamorphose, présideraient à la transformation chrysalidaire des Insectes.

J'ai commencé par reprendre soigneusement ces observations sur la circulation pour chercher à dégager ce qu'elles pouvaient présenter de général. L'étude d'un grand nombre de sujets m'a prouvé qu'il y a là un fait absolument normal.

Il apparaît vers la fin du deuxième jour du filage et s'accentue pour prendre des caractères spéciaux à la nymphose : le rythme du cœur ne reprend son allure typique qu'au moment de l'éclosion du papillon.

Dans une note préliminaire (1) j'ai appelé *circulation directe* la circulation normale d'arrière en avant, *circulation inverse* la circulation d'avant en arrière : ces termes faciliteront l'exposition.

Le ver file son cocon depuis deux jours, je l'extrais de son enveloppe et constate que la circulation est directe. Mais au bout d'un certain temps apparaissent de la façon décrite plus haut les contractions inverses qui durent une dizaine de minutes. Suit une nouvelle période de circulation normale qui se maintient pendant vingt minutes ; et les alternatives se répètent assez régulièrement. Je compte à ce moment 40 battements à la minute pour la circulation directe, 10 pour la circulation inverse. La circulation inverse prend graduellement une importance relative plus grande ; et douze heures plus tard, on constate que les périodes directes et inverses présentent sensiblement la même durée. Puis, suivant la même marche, l'inégalité réapparaît rapidement au profit de la circulation inverse pour laquelle on trouve, 24 heures plus tard, à la veille de la chrysalidation des stades de 40 minutes, ceux de la circulation normale

(1) E. Bataillon. *C. R. Acad. des Sciences* Juillet 1892.

durant 5 minutes. Je laisse complètement de côté le nombre des contractions. Il varie aux divers âges de 20 à 9 pour le sens inverse, de 50 à 25 pour le sens direct; et le seul fait constant à signaler est que cette dernière circulation est toujours beaucoup plus active.

On constate bientôt que le tégument du train postérieur se flétrit; douze heures environ avant la chrysalidation, la circulation normale remonte lentement jusqu'à égaler et même dépasser la circulation inverse.

Environ quatre heures avant la sortie de la chrysalide, les contractions affectent une toute autre allure, et cette allure se maintient pendant les quelques heures qui suivent la nymphose.

Le vaisseau dorsal entre en action par sa partie moyenne et chasse l'onde sanguine à la fois dans les deux sens : vers la tête et vers l'extrémité postérieure. Cette circulation que j'ai appelée *indifférente* par opposition aux deux autres est coupée dans certains cas par de courtes intermittences de circulation directe ou inverse. Puis, autant que l'épaississement graduel du tégument chrysalidaire permet d'en juger, le rythme inverse s'établit pour persister jusque vers la fin de la vie nymphale. Je dois dire, *vers la fin*, car, si *à la veille de l'éclosion* on dégage de son tégument extérieur le papillon de demain, on constate que la circulation est déjà normale ; tandis qu'*à l'avant-veille* elle est inverse. Par conséquent, du jour au lendemain réapparaît le rythme régulier.

J'ai voulu montrer graphiquement comment on assiste dans un temps relativement court à ces changements circulatoires. Le schéma N° 1 donne pour un certain temps le résultat de l'observation continue d'un ver, à partir du stade d'égalité entre les deux circulations. Les Numéros 2 et 3 représentent deux stades ultérieurs. Au-dessus de l'abscisse A B sont représentées par des lignes horizontales les périodes successives de *circulation directe* ; au-dessous alternent les périodes de *circulation inverse* (Fig. I).

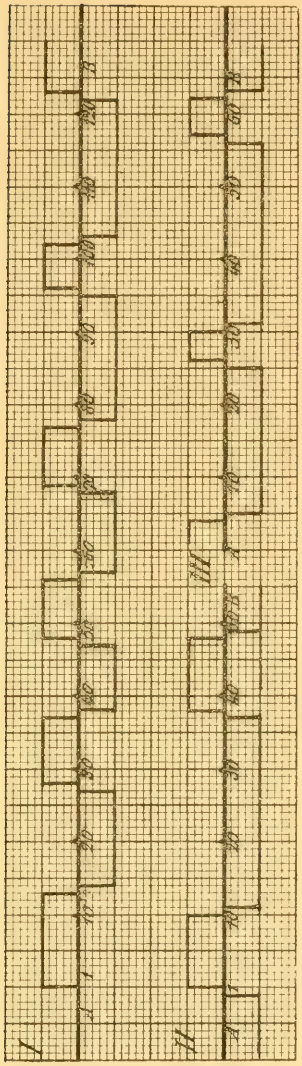


Fig. I. — *Tracés des oscillations circulatoires* : I. commencement du troisième jour du filage. II et III, deux stades ultérieurs. Au-dessus de l'abscisse (AB) qui marque les temps en minutes, sont représentées par des lignes horizontales les périodes successives de circulation directe ; au-dessous alternent les périodes de circulation inverse.

Les chiffres que j'ai donnés n'ont pas une valeur absolue.

On constate des variations individuelles. Mais elles sont sans importance, car la marche générale est toujours la même.

C'est cette marche constante que j'ai voulu faire ressortir.

Avant de la rapprocher d'autres faits, je dois dire qu'une fois

établie elle m'a rendu de réels services au point de vue de la détermination des stades. On sait en effet que dans un élevage considérable les vers ne filent pas exactement au même moment ; on sait aussi que la durée du filage et celle de la transformation chrysalidaire auxquelles on attribue des valeurs moyennes sont sujettes à d'importantes oscillations.

L'état de la circulation me permettait toujours d'établir facilement l'âge relatif des vers extraits de leurs cocons (1).

J'ai du reste contrôlé maintes fois et fait constater l'exactitude de ces appréciations.

On pourrait objecter peut être que les modifications décrites constituent des troubles dus à l'extraction du cocon. Cette objection ne résiste pas aux constatations suivantes, à savoir :

1° Que les vers dont le cocon a été ouvert pour l'observation évoluent régulièrement ;

2° Que les vers même privés de leur cocon évoluent normalement et dans le même temps ;

3° Que, dans mes extractions, j'ai constaté indifféremment soit la circulation directe, soit la circulation inverse (j'ajoute ce fait aux deux précédents qui sont bien connus).

Avant de quitter ces faits, il faut ajouter qu'ils ne sont pas propres au seul ver à soie. L'observation du vaisseau dorsal est très difficile sur beaucoup de chenilles : néanmoins, je crois ces modifications circulatoires générales, au moins chez les Lépidoptères.

J'observe actuellement des chenilles de Grand Paon au début de la

(1) On se demandera comment, dans d'autres expériences, il est possible de déterminer l'âge d'une chrysalide de façon à dire, comme je l'ai fait tout à l'heure, qu'elle est à la veille ou à l'avant-veille de l'éclosion, puisque, chez elle, un caractère comme celui que j'ai indiqué n'est pas visible sur la nymphe intacte. La remarque est d'autant plus justifiée que la durée de la vie nymphale varie dans de larges limites (de 15 à 20 jours). Si l'on roule entre les doigts une chrysalide à l'avant-veille de la sortie du papillon, le tégument extérieur qui est déjà détaché donne à l'oreille un léger bruit de parchemin froissé : mais la chrysalide est encore consistante. Le lendemain, elle est devenue molle et le bruit de froissement dont j'ai parlé est encore plus net. Pendant tout le reste de l'évolution chrysalidaire, il est très difficile d'avoir des stades successifs exactement comparables. Du reste, les modifications physiologiques sont, comme on le verra, assez peu importantes : c'est au commencement et à la fin qu'elles sont le plus marquées ; et là, il est facile d'avoir une approximation suffisante.

transformation. Ici, l'évolution est beaucoup plus lente et je ne puis préciser des faits encore incomplets.

Mais, en sortant la chenille de son cocon pendant le filage, j'ai pu constater les mêmes inversions circulatoires que chez le Bombyx du mûrier (1). Les périodes de circulation directe et inverse étaient d'abord égales; le lendemain, la circulation inverse persistait pendant plusieurs heures coupée environ toutes les demi-heures par de véritables stases; puis apparaissait pendant 20 minutes environ la circulation directe; à laquelle se substituait après une nouvelle stase la circulation inverse.....

Je n'insiste pas d'avantage et retiens seulement ce fait qu'un type autre que le Bombyx présente à la métamorphose des modifications circulatoires de même ordre.

Conclusions. — Je résume en quelques mots les principaux faits qui viennent d'être indiqués La circulation du ver à soie présente à partir du filage des changements qui se succèdent normalement de la façon suivante (fig. II) :

1° Apparition au deuxième jour du filage d'une circulation inverse alternant à intervalles réguliers avec la circulation directe;

2° Prédominance graduelle de cette circulation inverse;

3° Relèvement de la courbe de circulation directe vers la Nymphose;

4° Circulation indifférente pendant les quelques heures qui précèdent et qui suivent la nymphose;

5° Circulation inverse pendant la vie chrysalidaire (2);

(1) Avant que la chenille se soit vidée et ait commencé de filer, il est impossible d'apercevoir les mouvements du vaisseau dorsal à travers le tégument. Mais, pendant le coconnage, l'animal devient plus transparent, comme c'est le cas chez le ver à soie; et les contractions apparaissent nettement sur le train postérieur.

(2) La lecture attentive de plusieurs ouvrages anciens m'a montré, pendant l'impression de ce mémoire, que la première observation du fait en question revient à Malpighi. Pour lui, la circulation change de direction à la nymphose, et le même fait s'observerait *chez l'adulte.*

Réaumur admet la constance de cette circulation renversée chez l'adulte. Il y aurait deux modes de circulation séparés par la mue chrysalidaire et correspondant à deux mécanismes respiratoires, l'un propre au ver, l'autre à la chrysalide et au papillon. La

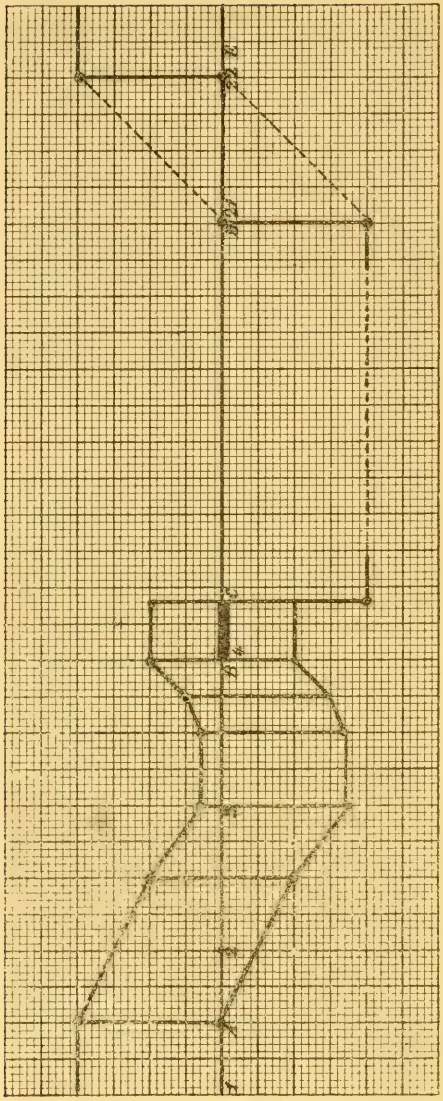


Fig. II. — *Schéma des modifications circulatoires pendant la métamorphose.*
Les temps sont marqués en jours sur l'abscisse. Les ordonnées sont d'égale longueur et l'abscisse les coupe en deux tronçons qui donnent l'importance relative au moment considéré des deux circulations : directe (tronçon supérieur) et inverse (tronçon inférieur).
AB. De la montée à la chrysalidation.
BC. Période de chrysalidation (circulation indifférente).
CD. Vie nymphale.
DE. Passage de la circulation inverse à la circulation normale à la fin de la vie nymphale.

théorie est exagérée parce que les observations sont trop limitées. Si le fait du renversement est bien exact, sa forme n'est pas constante pendant toute la durée de la nymphe du Bombyx ; elle semble moins constante encore chez d'autres types. Du reste, la plus grosse objection à une démarcation tranchée est dans les troubles fondamentaux qui précèdent la cinquième mue, troubles qui ont échappé à ces savants observateurs.

Le renversement chez l'adulte n'est pas classique ; et, lorsque la veille de l'éclosion

6° Réapparition de la circulation normale à la veille de l'éclosion de l'insecte parfait.

Ces divers changements sont représentés graphiquement par la courbe N° 4 qui les résume.

RESPIRATION.

Les troubles circulatoires qui se présentent normalement au moment du filage et accompagnent toute la période de métamorphose me donnaient la conviction qu'ici, comme chez les Amphibiens, je retrouverais des modifications respiratoires, et de même ordre que celles auxquelles j'avais pu rapporter la transformation dans cet autre groupe.

J'eus la bonne fortune de rencontrer des indications préliminaires très précieuses dans une note communiquée en 1885 à la Société de Biologie par P. Bert. Le savant physiologiste étudiait l'évolution de la fonction respiratoire chez le Bombyx.

Je tire de cette note les résultats concernant la période qui m'occupe.

« *Respiration des vers à soie*..... C'est au moment où le ver « est sur le point de filer son cocon que l'activité respiratoire est la « plus énergique. La production d'acide carbonique s'est accrue « jusque-là. Toutefois, le maximum est atteint, non pas le jour où « le ver file, mais la veille de ce jour Dès que le cocon est formé, « la quantité d'acide carbonique s'abaisse progressivement.

« *Respiration des chrysalides*..... Au début, l'activité vitale est

le papillon encore humide laisse apercevoir son vaisseau dorsal, la circulation se fait bien d'arrière en avant, suivant le type normal.

Mais il faut bien admettre que les observations minutieuses de Réaumur méritent l'attention. S'il est possible, comme tout le fait prévoir, de rapporter à la marche de l'histolyse les formes successives de la respiration ; il y aura lieu de revenir ultérieurement sur ces faits ainsi que sur de curieuses expériences de Malpighi, expériences qui pourront être du plus grand profit pour l'explication.

« beaucoup moindre que chez le ver. Mais la puissance respiratoire « augmente rapidement..... Toujours il y a plus d'oxygène con- « sommé que d'acide carbonique produit; mais le rapport $\frac{CO^2}{O}$ « varie presque chaque jour; il est plus faible vers le 10e jour du « début de la transformation qu'au commencement et surtout à la « fin. Cependant, même dans les derniers jours, au moment où « l'insecte parfait est sur le point de sortir, jamais la consommation « d'O. n'est aussi forte que chez la chenille avant la formation du « cocon.

« *Respiration des papillons*..... Les papillons respirent notable- « ment moins que les chrysalides la veille de la transformation..... » La puissance respiratoire du papillon va en diminuant chaque jour..... ».

P. Bert avait donc constaté chez le ver à soie au début de la métamorphose, la même baisse dans la quantité d'acide carbonique éliminée que j'ai signalée chez les Amphibiens. Il avait indiqué également pour le rapport $\frac{CO^2}{O}$ une baisse à la même période, et un minimum vers le 10e jour « du début de la transformation. » Mais cette simple note peut laisser dans l'esprit des doutes assez nombreux. Lorsqu'il est question de chrysalides « au 10e jour de la montée », du « 10e jour du début de la transformation » pour fixer le minimum dont il vient d'être question, il est permis de rester perplexe. J'ai donc cru devoir reprendre cette étude que P. Bert n'avait pu développer (ayant égaré ses cahiers d'expérience, comme il le déclare).

Mes recherches ont porté sur deux points :

1° Élimination de l'acide carbonique ;

2° Acide carbonique total contenu chez les larves aux différents stades.

Le premier point avait été envisagé par P. Bert et je ne ferai que compléter et préciser ses données : les grandes lignes qu'il avait tracées ont été confirmées de la façon la plus nette.

Comme il est toujours difficile de mener de front un trop grand nombre d'expériences, j'ai cru inutile de reprendre les recherches concernant le rapport $\frac{CO^2}{O}$ et j'ai cherché une confirmation de

ces résultats dans des dosages d'acide carbonique total aux âges successifs.

A tort ou à raison, l'étude de la production d'acide carbonique n'a pas été faite avec les mêmes vers. Je voulais seulement sur cette question, préciser des résultats dont les grandes lignes déjà tracées m'inspiraient toute confiance : et d'autre part, il me paraissait plus intéressant de rapprocher ces données de celles concernant le gaz total et la fonction glycogénique.

Les mêmes sujets servaient donc chaque jour à une quadruple opération :

1° On les plaçait pendant quatre heures sous une cloche dans un courant d'air entretenu par la trompe. L'air dépouillé de son acide carbonique avant d'arriver à la cloche laissait le gaz fourni par la respiration dans une série de flacons contenant une solution de baryte. Le dosage était fait au moyen du tournesol et de l'acide oxalique titré ;

2° Les larves étaient ensuite introduites dans un ballon placé sur un bain-marie et mis en rapport avec la pompe à mercure. Le gaz dégagé était encore absorbé par une quantité déterminée de solution de baryte titrée interposée entre le ballon et la pompe. Au moyen du vide et de la chaleur, l'acide carbonique total était extrait, puis dosé suivant la même méthode ;

3° et 4° Enfin les larves tuées par cette deuxième opération étaient employées au dosage du sucre et du glycogène.

1° **Élimination de l'acide carbonique.** — Les vers ne mangeant plus pendant la période considérée, il était très simple de comparer les quantités d'acide carbonique éliminées aux stades successifs, car les feuilles n'intervenaient pas pour modifier les résultats.

Au moment de la montée et avant que les vers se fussent vidés, 3 individus mis en expérience pendant 4 heures fournissaient $30^{mmg.}$ d'acide carbonique. Vingt-quatre heures plus tard, après l'évacuation du contenu intestinal et au début du filage, ce chiffre tombait pour le même nombre de vers à $21^{mmg.}$. La production baissait graduellement pour atteindre son minimum deux jours après la chrysa-

lidation : elle était alors de 9$^{mmg.}$ et restait à peu près constante pendant 4 ou 5 jours.

A partir de ce moment, l'activité respiratoire s'accroît lentement. Onze jours après la chrysalidation, j'ai trouvé 16$^{mmg.}$,5. Vers la fin de la vie nymphale on constate une baisse légère : 12$^{mmg.}$ à la veille de l'éclosion. Mais, du jour au lendemain, la courbe change de direction ; et 3 papillons venant d'éclore donnent le chiffre relativement énorme de 21$^{mmg.}$. Il faut remarquer que les trois vers du début pesaient 12$^{g.}$ et que les trois papillons de l'expérience finale ne pèsent plus que 1$^{g.}$,2.

Ceci montre combien l'activité respiratoire du papillon à l'éclosion est supérieure à celle du ver, comme l'a fait du reste remarquer Newport pour d'autres types Lépidoptères.

La variation individuelle, sans tenir compte des poids, concorde bien avec la remarque de P. Bert qni dit : « Jamais la consommation d'oxygène n'est aussi forte que chez la chenille avant la formation du cocon ».

Mais un point sur lequel nos résultats ne concordent pas, c'est la comparaison de l'activité respiratoire du papillon avec celle des chrysalides de la veille. En effet, la courbe que je donne (fig. III) et

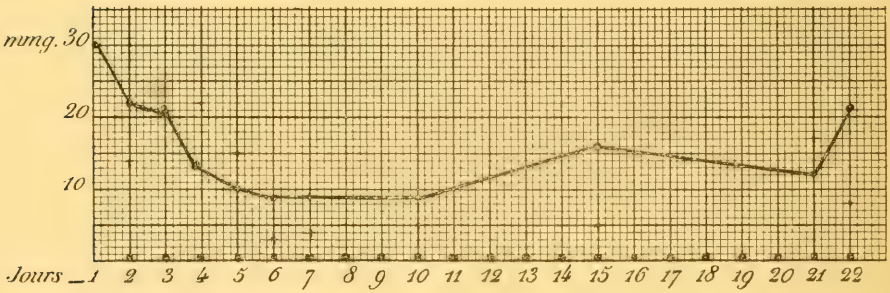


Fig. III. — *Courbe d'élimination de l'acide carbonique* pendant la métamorphose. Les temps sont marqués en jours sur l'abscisse, à partir de la montée. La production pour trois individus pendant six heures est donnée en milligrammes par les ordonnées.

qui résume ces faits se relève brusquement vers la période d'éclosion, tandis que, suivant P. Bert, les papillons respireraient moins activement que les chrysalides du jour précédent.

Le savant physiologiste cherche à s'expliquer le désaccord qui existe sur ce point entre NEWPORT en lui en faisant remarquer que, contrairement à d'autres, les papillons du ver à soie « sont inertes et réduits au rôle de générateurs. » Quelles conditions ont pu troubler à un moment donné des résultats que je suis heureux de pouvoir confirmer absolument dans les grandes lignes ?

Je l'ignore. Mais les faits m'obligent à adopter l'opinion de NEWPORT. Je cite ses propres conclusions pour en finir avec cette question de détail :

« Les chenilles de Lépidoptères semblent respirer plus d'air que « les chrysalides et les insectes parfaits : mais il faut remarquer « qu'elles sont d'ordinaire beaucoup plus grosses, quelquefois « doubles en volume du papillon, et par conséquent consomment « une plus grande quantité d'air. Mais, si nous examinons des che- « nilles qui ont le même volume que le papillon, nous trouvons « qu'en raison de leur état continuel d'activité, la respiration des « papillons est bien plus grande. On voit donc que la plus grande « puissance respiratoire a lieu pendant l'état parfait, et que la res- « piration est au minimum dans les 2 ou 3 jours qui suivent l'entrée « à l'état de chrysalides ».

Le point critique de cette étude était pour moi le début de la métamorphose ; il consistait dans les troubles de la fonction respiratoire correspondant à la montée et liés aux débuts de l'histolyse. Or, la courbe de l'élimination individuelle dont j'ai indiqué les principaux points accuse à ce moment une baisse des plus marquées. Cette baisse ressortait déjà des données fournies par P. BERT ; elle se rapprochait dans mon esprit du même fait enregistré au début de la Métamorphose des Amphibiens.

Acide carbonique total aux stades successifs de la Métamorphose. — Si la courbe d'élimination s'abaisse subitement au début de la métamorphose ; si, comme l'a indiqué P. BERT, la valeur du rapport $\frac{CO^2}{O}$ diminue en même temps, il est intéressant de rechercher ce que devient à la même période l'acide carbonique total contenu dans un ver. Dans la série d'opérations qui précède, j'ai suivi la variation individuelle en indiquant seulement le change-

ment de poids considérable que l'on constate entre les deux âges extrêmes. Mais, lorsqu'il s'agit d'apprécier l'état du milieu intérieur en ce qui concerne sa teneur en acide carbonique, le poids des sujets d'expérience devient un facteur capital Voilà pourquoi tous les chiffres fournis par les extractions gazeuses ont été ramenés au poids 8^{g},17 qui était celui des trois vers de la seconde opération. Les individus à la montée qui avaient servi à la première expérience respiratoire n'étant pas encore vidés, le contenu intestinal introduisait dans les résultats un élément particulier, difficilement appréciable et, en tout cas, faisant totalement défaut dans les stades suivants. Le stade N° 2 correspondant au début du filage m'a paru constituer un excellent point de départ. C'est donc pour éliminer une cause d'erreur que ma courbe d'extraction est d'un jour en retard sur la courbe d'élimination (fig. IV).

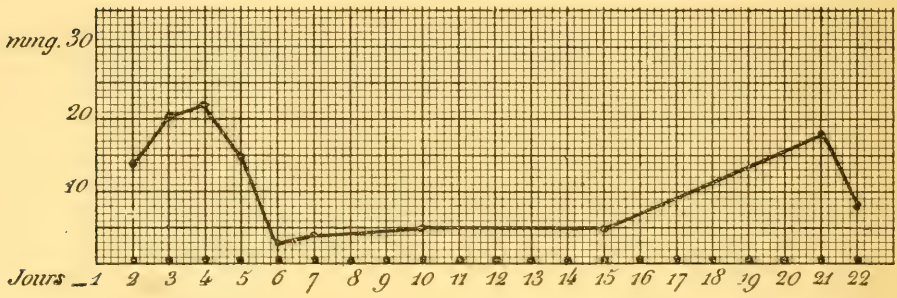


Fig. IV. — *Courbe de l'acide carbonique total* extrait des larves aux stades successifs. Les temps sont marqués en jours sur l'abscisse. Les quantités obtenues pour trois individus sont données en milligrammes par les ordonnées.

En étudiant ce tracé du gaz total, je constate que la quantité obtenue passe du jour au lendemain de $14^{mmg.}$ à 21, pour atteindre le maximum 22 le jour même de la chrysalidation. Puis la courbe baisse rapidement pour atteindre $3^{mmg.}$,7 trois jours plus tard. Ce chiffre se maintient pendant la période de circulation ralentie nettement mise en évidence par l'étude de la fonction respiratoire. Dans les derniers jours de la vie chrysalisaire, en même temps que la courbe d'élimination s'abaisse légèrement, l'acide carbonique croît sensiblement dans la même proportion. Enfin, à l'éclosion des

papillons, on observe une baisse très marquée en rapport avec l'activité plus grande que manifeste le Bombyx à l'âge adulte. Au lieu de 18mmg. obtenus la veille, je ne trouve plus que 8mmg..

En superposant les deux courbes dont les stades sont exactement correspondants (fig. V), on constate que leur direction générale est

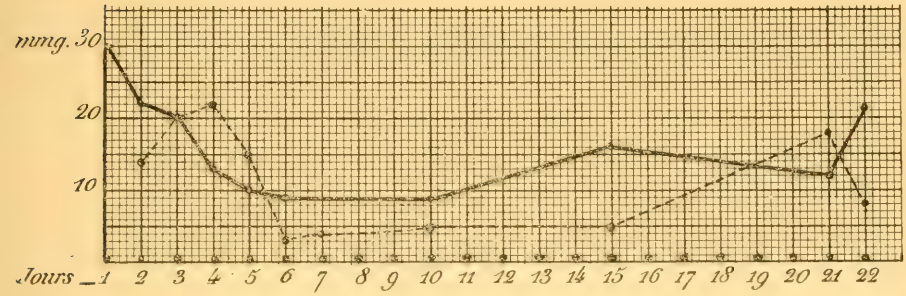


Fig. V. — *Superposition des deux courbes d'élimination et d'extraction.* Les indications sont les mêmes que pour les deux figures précédentes.

inverse d'un bout à l'autre de cette période évolutive. Il y aurait donc une relation entre les variations dans l'alimentation et les quantités obtenues pour l'acide carbonique total. Ce résultat était à prévoir étant donné ce qu'avait dit P. Bert du rapport $\frac{CO^2}{O}$; mais il fallait le mettre en évidence. *Je puis donc conclure, avec plus de raison encore que chez les Amphibiens où ces extractions totales n'avaient point été faites, qu'il n'y a pas seulement ralentissement dans l'exercice de la fonction respiratoire, mais accumulation d'acide carbonique dans le milieu intérieur.*

Sans insister pour le moment sur la seconde partie de cette courbe du gaz total, partie dont je dois réserver l'interprétation, je remarquerai seulement que les variations sont inverses de celles de la courbe respiratoire fournie par l'acide carbonique éliminé.

FONCTION GLYCOGÉNIQUE.

Dans l'étude des fonctions de nutrition chez un Insecte, il est un côté particulièrement intéressant. Je veux parler de ces phénomènes

intimes dont l'importance est d'autant plus accentuée qu'ils ne sont pas nettement localisés, phénomènes que Cl. Bernard a nettement esquissés dans les grandes lignes et dont l'ensemble constitue la fonction glycogénique.

Chez le Ver, il n'y a pas trace de sucre ; le glycogène s'accumule pour se détruire pendant la vie chrysalidaire en donnant du glucose : voilà ce que nous lisons en résumé dans les *Phénomènes de la Vie*. Mais, cette transformation de la larve en un « véritable sac à glycogène » se produit-elle graduellement ? Est-elle liée à l'alimentation ? Prend-elle des proportions exagérées pendant la période de nutrition active qui précède la montée ? Quant au sucre, son apparition correspond-elle au maximum atteint par le glycogène ? A-t-elle pour conséquence une baisse immédiate et proportionnelle dans cette substance ? Tous ces points méritaient de fixer l'attention : d'abord, parce qu'à eux seuls les faits connus dénotent un changement d'allure complet dans la fonction glycogénique ; mais aussi parce qu'il existe des rapports incontestables entre des troubles respiratoires comme ceux que j'ai décrits et la glycémie.

Les expériences de Cl. Bernard avaient montré ces rapports. Dastre, dans son travail sur la *Glycémie asphyxique*, les a fait ressortir nettement ; et j'ai pu pour ma part, les retrouver bien accusés dans la métamorphose des Amphibiens.

Quelques mots de critique expérimentale. — On a vu plus haut que les mêmes Vers, après avoir servi aux recherches concernant la respiration, étaient employés aux dosages de glycogène et de sucre. Les sujets d'expérience broyés dans un mortier et soumis à l'ébullition avec le noir animal donnaient par filtration un liquide opalin, dont une partie était réservée pour le dosage du glucose par la liqueur de Fehling titrée, l'autre pour l'extraction du glycogène. Mais cette première série d'expériences ne devait pas fournir de résultats précis. Ces opérations présentent, en effet, des difficultés techniques qu'il est bon d'indiquer rapidement.

1° *Glycogène.* — Pour le glycogène, l'extraction est assez facile chez le Ver. Il n'en est plus de même à partir de la montée, car la soie des réservoirs devient assez soluble dans l'eau bouillante et filtre avec le liquide. En précipitant par l'alcool, on obtient une

masse fioconneuse, mélange de glycogène et de soie coagulée. Un nouveau filtrage retient ce mélange. Mais si on le reprend par l'eau bouillante, la soie ne se dissout plus (ou presque plus) et le liquide n'entraîne plus que le glycogène. Le *dosage par les poids* nécessite donc une double opération : et encore, les résultats ne sont pas à l'abri de toute critique.

2° *Glucose.* — Mais c'est surtout pour le sucre que les erreurs sont faciles. Prenons tel quel le liquide traité par le seul noir animal. Il faut toujours une *ébullition assez longue* avec la liqueur de Fehling pour obtenir une réduction. Si l'on n'est pas prévenu, on conclut facilement à l'absence de sucre. En rapprochant ce résultat du fait qu'à un moment donné, la réaction d'Uffelmann (perchlorure de fer), accuse avec beaucoup de netteté la présence de l'acide lactique, on peut se demander s'il n'y aurait pas là un glucose particulier, comme l'inosite qui subit facilement la fermentation lactique. On prend une partie du liquide et on essaie la réaction de Gallois, donnée par tous les traités de Physiologie. La réaction se produit avec une netteté remarquable. Malheureusement, le glycogène extrait d'un foie de cochon d'Inde donne la même réaction. Le glycose pur est dans le même cas, etc. Il y a là une indication devenue classique et qui disparaîtrait avantageusement de la technique. La réaction de Scherer, incontestablement plus fidèle, ne se produit pas et renverse du même coup cet échafaudage. Avec une ébullition *prolongée,* le précipité d'oxydule apparaît.

Une condition importante pour obtenir une réduction nette de la liqueur de Fehling est de précipiter préalablement les albuminoïdes. Les physiologistes indiquent le noir animal, le sulfate de soude, l'acide acétique, etc.... Une remarque sur ce dernier réactif. Prenons une solution légère de glucose pur et ajoutons quelques gouttes d'acide acétique. La liqueur de Fehling ajoutée lentement donne bientôt une teinte verdâtre ; et alors l'ébullition, même prolongée, ne fait apparaître aucun précipité. Prenons davantage de liqueur cupro-potassique, de façon à arriver à une teinte bleue nette : le précipité se forme. C'est dire qu'avec des quantités de sucre très faibles, comme on les obtient pour ces dosages, l'acide acétique peut voiler complètement la réaction, c'est dire qu'avec des quantités plus grandes, les résultats ne sont comparables qu'à la condition de ramener toujours les liquides au même volume et d'acé-

tifier également ; c'est dire enfin que le dosage considéré isolément est toujours inexact. Il est indispensable pour obtenir des résultats nets de neutraliser l'acide ou de le chasser *complètement* par l'ébullition avant d'ajouter la liqueur de FEHLING : et peut-être n'insiste-t-on pas suffisamment sur ce point dans les techniques.

Ceux qui entreprendront des recherches de ce genre sur les chenilles reconnaîtront que ces quelques lignes ne sont pas déplacées. Une critique expérimentale représentant plusieurs semaines de travail infructueux a dû précéder les opérations définitives dont je vais maintenant résumer les résultats.

Le Glycogène pendant la métamorphose. — Le dosage par les poids manquant de précision, il a fallu recourir à une méthode plus exacte : la transformation en glucose par la diastase salivaire et le dosage à l'état de sucre. Je donne tout d'abord les résultats de ces expériences finales.

Six vers au début du filage donnant 22mmg. de glycogène, on obtenait deux jours plus tard, à la veille de la chrysalidation 33mmg.. Le maximum était fourni par les chrysalides de 1 jour (53mmg.). Le lendemain on ne trouvait plus que 30mmg., et la baisse s'accentuant rapidement, les quantités devenaient inappréciables à la fin de la vie chrysalidaire (fig. VI).

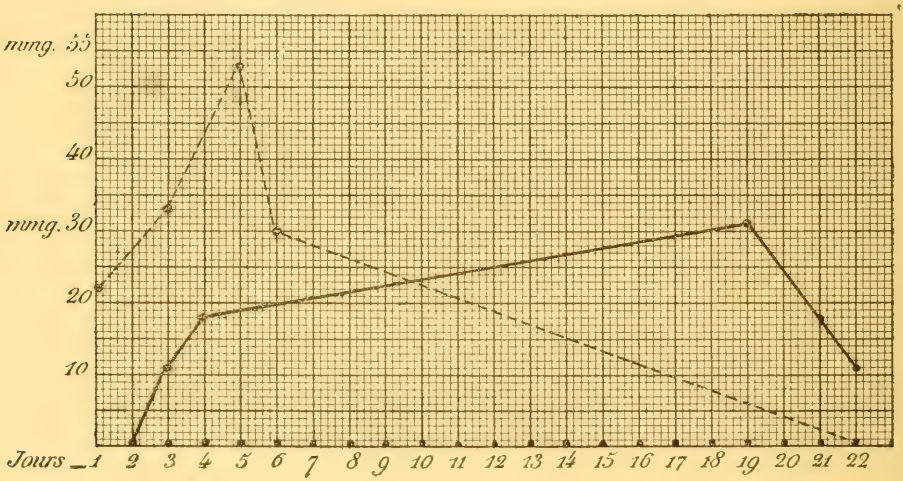


FIG. VI. — *Évolution de la fonction glycogénique* de la montée à la fin de la vie chrysalidaire (tracé pointillé, *glycogène* ; tracé plein, *glucose*). Mêmes indications que pour la figure précédente. Chiffres obtenus pour six vers.

L'examen de cette courbe permet une réponse à quelques-unes des questions posées plus haut. *La transformation du ver à soie en un sac à glycogène ne s'effectue pas lentement et graduellement : elle se fait surtout au début de la métamorphose. L'accumulation à ce moment est sans rapport (au moins sans rapport direct) avec l'alimentation puisqu'on la constate alors que le ver est vidé et ne mange plus, puisqu'en quatre jours, la larve, aux dépens de sa propre substance, fait plus que doubler sa réserve de glycogène.*

Le dosage par les poids donnait des chiffres un peu trop forts : *mais la direction de la courbe était absolument identique.*

Le sucre pendant la métamorphose. — A propos du sucre, je répéterai simplement ce qui a été dit dans une note préliminaire (1).

On déduirait volontiers des données précédentes que l'apparition du sucre correspond au maximum atteint par le glycogène. Il n'en est rien.

Le sucre apparaît plus tôt et les deux éléments croissent d'abord parallèlement. Ce n'est pas chez la chrysalide, mais vers la fin du filage que l'on constate pour la première fois la présence du sucre. Les vers à la montée ou au début du filage n'en renferment pas.

Les dosages qui, à la veille de la chrysalidation, donnaient pour six vers $11^{mmg.}$ de sucre, conduisaient pour le même nombre de nymphes jeunes à $18^{mmg.}$, ces chiffres croissant lentement jusque vers la fin de la vie chrysalidaire. Le maximum, atteint 3 ou 4 jours avant l'éclosion du papillon, était de $31^{mmg.}$ 5.

La veille de l'éclosion nous ne trouvions plus que $18^{mmg.}$; et pour six papillons éclos $10^{mmg.}$.

Par conséquent, le sucre apparaît à un moment où le glycogène croît considérablement. Les deux courbes s'élèvent d'abord parallèlement ; puis, quand le glycogène diminue, la courbe du glucose continue lentement sa marche ascendante pour atteindre son maximum quelques jours avant l'éclosion. Toutes deux ont la même direction générale : mais l'une empiète sur l'autre (Fig. VI).

(1) Bataillon et Couvreur. La fonction glycogénique chez le Ver à soie pendant la métamorphose (*Soc. de Biologie*. Juillet 1892).

Conclusion. — Après avoir donné une réponse aux diverses questions qui se posaient au début de cette étude de la fonction glycogénique, envisageons l'ensemble des résultats. Une autre question importante se pose.

Quelle est l'origine de ce glycogène qui s'accumule en dehors de toute alimentation, alors même que l'apparition du sucre a déjà indiqué le commencement de la destruction ? Chez les larves d'Amphibiens qui ne renferment pas de glycogène, je me suis demandé si certains produits histolytiques n'interviendraient pas pour produire l'hyperglycémie.

Je cite le passage en question :

« A quoi attribuer cette production considérable de sucre pendant « la métamorphose ? La transformation des corps figurés dont nous « avons parlé tant de fois, corps rappelant par certaines réactions « la matière amyloïde, donnerait-elle du glucose en même temps « que du pigment ? En somme y aurait-il une relation entre la for- « mation des produits chromatiques figurés, et l'accumulation du « sucre chez la larve ? En rapportant le fonctionnement des cellules « hépatiques au ralentissement du cours du sang, suivant l'idée de « Wurtz, la larve toute entière, avec sa circulation ralentie, se « trouverait transformée momentanément en une vaste foie donnant « du sucre en abondance, sans l'intermédiaire du glycogène. »

Une idée analogue peut venir à l'esprit pour expliquer l'accumulation du glycogène dans la métamorphose du ver à soie : c'est émettre pour ce glycogène l'hypothèse d'une origine histolytique.

Mais le point le plus important est l'apparition du sucre.

Dastre a montré que l'asphyxie a toujours pour conséquence une hyperglycémie et a pu expliquer dans le même sens des résultats en apparence contradictoires obtenus par Cl. Bernard. Chez les Anoures, je suis parti de ces données pour rapprocher la glycémie des troubles circulatoires et respiratoires qui indiquent nettement un état asphyxique.

Le même rapprochement s'imposait pour les Insectes; et j'ai vu dans l'apparition du glucose au moment de la transformation la conséquence des troubles signalés plus haut dans les fonctions de nutrition.

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DE CETTE ÉTUDE DES FONCTIONS DE NUTRITION.

Voilà donc des larves en voie de transformation chez lesquelles tout l'ensemble des fonctions est modifié de la façon la plus marquée.

Les changements dans la quantité d'acide carbonique éliminé, mis en parallèle, avec ceux que l'on constate dans le gaz total obtenu par extraction, attestent un état asphyxique bien net et expliquent la variation du rapport $\frac{CO^2}{O}$ déjà signalée par P. Bert.

Des troubles circulatoires extrêmement curieux par la forme qu'ils affectent accompagnent ces changements dans la fonction respiratoire. La physiologie de la circulation est trop obscure chez ces animaux pour qu'il soit possible d'établir une relation nette entre les deux ordres de phénomènes ; mais je dois rappeler que la métamorphose des Amphibiens est accompagnée également de troubles circulatoires que j'ai pu rapporter à l'accumulation de l'acide carbonique dans le sang.

Enfin, j'ai précisé un fait bien connu depuis les travaux généraux de Cl. Bernard sur la fonction glycogénique : c'est la destruction du glycogène pendant la transformation. Il y a d'abord accumulation considérable de cette substance, accumulation dont l'origine peut être dans l'histolyse ; puis le sucre apparaît après avoir fait totalement défaut pendant la vie du ver.

Cette glycémie, apparaissant dans des conditions toutes particulières et bien déterminées, doit être liée aux dites conditions ; d'autant plus que ces conditions président nettement à la destruction du glycogène chez les animaux supérieurs, comme l'ont montré les expériences de divers physiologistes , en tête desquels prennent place Cl. Bernard et Dastre.

Je ne puis que répéter à propos de ces faits la dernière conclusion de mon mémoire sur les Anoures : « ils s'ajoutent à la série expérimentale qui précède pour montrer dans la métamorphose un ensemble de phénomènes asphyxiques ».

*
* *

II.

DOCUMENTS RELATIFS AUX CONDITIONS DE L'ÉTAT ASPHYXIQUE DANS LA MÉTAMORPHOSE DU VER A SOIE.

LE MILIEU INTÉRIEUR SUBIT UNE DÉPRESSION A PARTIR DE LA MONTÉE ET CETTE DÉPRESSION PEUT ENTRAINER DES TROUBLES RESPIRATOIRES.

Parmi les fonctions qui viennent d'être étudiées, celle qui présente les premières modifications, modifications auxquelles on pourrait rapporter toutes celles que j'ai observées, c'est la *respiration*. Quelles conditions spéciales peuvent venir troubler au moment du filage l'exercice de cette fonction? Les deux milieux entre lesquels s'effectuent les échanges sont : d'une part l'air extérieur qui arrive par les orifices stigmatiques dans les ramifications du système trachéen ; d'autre part le liquide sanguin répandu dans le système lacunaire général. Du côté de l'appareil respiratoire proprement dit, aucune modification apparente; rien de particulier dans les stigmates qui puisse mettre obstacle à l'arrivée de l'air : l'*attention est appelée tout naturellement sur le milieu intérieur*.

Avant de filer, le ver *se vide*. Il se débarrasse du contenu intestinal et abandonne par cette voie une certaine quantité de liquide. La transpiration cutanée très active, sur laquelle je reviendrai ultérieurement, intervient comme facteur de la plus haute importance. Enfin, le filage du cocon supprime le contenu des réservoirs de la soie.

Toutes ces conditions concourent à une diminution de volume. Le ver à la montée est énorme, et une ponction pratiquée en un point quelconque montre que l'élasticité des parois est largement mise en jeu. Lorsqu'au contraire l'animal s'est *vidé* et file son cocon, il est considérablement réduit. Qu'en résulte-t-il pour le fluide sanguin?

A la montée, les rapports du sang avec le milieu extérieur, soit au niveau des trachées, soit au niveau des téguments, sont ceux d'un liquide distendant une enveloppe élastique. Si l'on représente par H la pression de ce liquide, par H′ la pression extérieure, par N la composante normale due à l'élasticité, les conditions d'équilibre sont données par la formule $H = H' + N$.

Si le volume diminue, c'est-à-dire, si la composante N décroît sensiblement ou se trouve annulée, la pression interne H se réduira dans la même proportion. Par conséquent, l'élasticité s'exerçant pendant le filage avec une intensité moindre, le fluide sanguin subit une diminution de pression.

Bien que la simple observation rendît le fait évident, j'aurais désiré pouvoir mesurer directement et exactement ce changement de pression. Les difficultés à vaincre étant trop disproportionnées avec le but à atteindre, j'ai dû y renoncer. Cependant mes expériences sur l'acide carbonique total contenu chez ces vers ont mis en évidence cette variation d'une façon indirecte, mais parfaitement nette. Il est clair que, dans des recherches de ce genre, il faut, à moins de compliquer singulièrement le problème, supposer à peu près constante l'élasticité du tégument.

Or, cette élasticité ayant une limite, un des meilleurs procédés de comparaison des pressions sera de mettre en rapport avec la pompe à mercure un réservoir contenant des vers aux différents stades, et de noter au manomètre la dépression au moment où ils éclatent.

Ces conditions expérimentales se trouvaient réalisées dans mes extractions d'acide carbonique. Le ver à la montée éclate sous une dépression de 65 à 70^{cm}; dès que commence le filage, les parois résistent au vide.

Toute comparaison est donc impossible. Mais le fait brut que je viens d'indiquer met suffisamment en relief ce fait capital que la pression du milieu intérieur baisse au début de la métamorphose.

Que peut-on déduire de cette constatation ?

Dans les conditions de l'osmose simple, l'activité des échanges est en raison de la différence des pressions qui s'excercent sur les deux faces de la membrane. Par conséquent, en mettant de côté la part des affinités, une dépression marquée doit être défavorable à la respiration. Mais le problème est plus complexe.

Un facteur important, surtout quand il s'agit d'une membrane animale, c'est le *coefficient de frottement.*

Cette membrane, revenue sur elle-même peut, par ce seul fait, se trouver sensiblement modifiée. De plus, l'élimination à la montée d'une grande quantité d'eau qui n'est point remplacée la soumet graduellement à une dessiccation relative qui peut gêner à la fois l'absorption de l'O. et l'élimination de l'acide carbonique.

Tous ces facteurs réunis constituaient à mes yeux des indications sérieuses sur l'origine des troubles respiratoires.

EXPÉRIMENTATION.

Si l'état asphyxique est lié à la dépression du milieu intérieur, deux genres d'expériences s'imposent immédiatement à l'esprit :

1° Rétablir l'équilibre primitif à la métamorphose à mesure qu'il se modifie, de façon à ralentir ou à enrayer, si possible, l'évolution.

2° Détruire l'équilibre normal à une période antérieure pour déterminer une transformation prématurée.

La technique en apparence la plus simple consistera à pratiquer des injections ou des écoulements.

Mais tous ceux qui ont produit des lésions expérimentales sur ces vers savent combien les résultats sont aléatoires.

J'ai pratiqué l'an dernier, sur des vers pendant le filage, des injections de sérum artificiel ou de sang emprunté à d'autres individus. Quelques-uns des sujets résistaient ; mais la plupart mouraient : en tout cas, les résultats manquaient absolument de netteté.

Ceci se comprend si l'on considère combien il est difficile de déterminer la quantité exacte de liquide à injecter, si l'on considère que ces injections sont forcément successives et que l'influence de la dépression s'exerce constamment entre toutes les opérations.

Je dirai la même chose des écoulements. Ici, comme dans le cas précédent, l'opération est brutale. De plus, dans les deux opérations, en laissant de côté la lésion et ses conséquences, il faut bien tenir compte de ce fait que la totalité de l'augmentation ou de la diminution porte sur le sang, ce qui ne se présente pas normalement.

Du reste, pour la seconde expérience, celle qui consiste à déterminer une transformation précoce, on la réalise facilement sans lésion comme nous le verrons tout à l'heure.

J'ai donc abandonné les traumatismes. Et comme la question se ramenait dans ma pensée à un équilibre de pressions, j'ai cherché à agir sur l'atmosphère ambiante. Les expériences qui vont suivre doivent être considérées comme une première série de documents : il m'a été impossible de faire davantage dans une saison malheureusement trop courte.

Influence de la dépression. — *Expérience N° 1. — Vers soumis à la dépression dans une atmosphère d'Oxygène pur.* — Quatre vers commençant à filer et pesant ensemble 11gr.,95 avaient été soumis au vide de la pompe à mercure en vue de l'extraction des gaz sans le concours de la chaleur. Ces vers restés immobiles à la fin de l'opération reprirent peu à peu leur activité, ils furent mis de côté, et le lendemain, ils s'étaient filé un nouveau cocon. Cette expérience me montrait la nécessité de la chaleur pour l'extraction de l'acide carbonique ; elle montrait de plus que les vers à cet âge résistent à l'action momentanée du vide barométrique.

Ces vers paraissant en parfait état, ils furent placés sous une cloche d'un litre et soumis à une dépression de 50cm. de mercure au moyen de la trompe d'ALVERGNIAT. Mais au lieu de leur fournir l'atmosphère ordinaire, on leur donnait l'oxygène pur de façon qu'ils eussent largement la proportion du gaz respirable contenue dans l'air. L'atmosphère était renouvelée au moins deux fois par jour.

Comme il fallait procéder au hazard, ces conditions devaient, non pas rétablir exactement l'équilibre normal des pressions, mais le ramener dans ce sens, peut-être même en dépassant les limites.

Les vers qui avaient été dégagés de leur enveloppe de soie restèrent deux jours sans filer, puis donnèrent lentement d'énormes cocons et de belles chrysalides. Mais la chrysalidation ne se fit qu'au bout de 10 jours ; et comme le filage avait précédé cette opération d'environ 24 heures, on peut dire que la nymphose avait demandé pour se produire un temps triple du temps normal.

Exp. N° 2. — Vers soumis à la dépression dans un courant d'air normal. — Quatre vers à la montée sont soumis au moyen de la trompe à une dépression de 40 à 45cm. de mercure dans un courant continu d'air ordinaire. Au bout de quatre jours, trois individus meurent. Le quatrième, en parfait état, file son cocon normalement et arrive à la transformation chrysalidaire en huit jours pleins. A ce moment, la dépression ayant passé accidentellement pendant la nuit à plus de 50cm., le seul survivant meurt à son tour. *Un ver à soie pendant cette période peut donc supporter une dépression de 40 à 45cm. de mercure. Il file régulièrement son cocon et chrysalide.* Ce fait est à rapprocher d'une observation de P. Bert. Le savant physiologiste indiquait en 1885 qu'une dépression de 15cm. ne modifie pas l'évolution chrysalidaire. On voit qu'avant cette période, on peut pousser la dépression aux limites élevées que j'ai indiquées, et que l'effet obtenu est un ralentissement marqué dans la transformation.

Cette deuxième expérience est bien difficile à interpréter. Mais la première réalisait des conditions mécaniques de dépression, tout en laissant largement aux sujets la proportion voulue d'oxygène. On va voir par d'autres faits que la critique en était néanmoins assez délicate.

Influence de la transpiration cutanée. — J'arrive à cette transpiration cutanée à laquelle plusieurs fois déjà j'ai fait allusion.

Dans l'expérience *N° 1*, les parois de la cloche étaient bientôt recouvertes d'une buée abondante qui persistait pendant plusieurs jours : la soie était humide et l'espace restreint dans lequel se trouvaient les vers était saturé de vapeur d'eau. De là, évidemment, une gêne dans l'élimination qui pouvait influer pour une large part sur le résultat obtenu.

Exp. N° 3. — Dépression avec atmosphère d'O. pur constamment desséchée. — L'opération fut reprise dans des conditions identiques avec quatre vers à la montée et pesant ensemble 8 g. 73. Cette fois, on introduisait sous la cloche un vase ouvert rempli de chlorure de calcium et pesant 107 gr. Cinq jours plus tard, tous les vers avaient coconné et étaient chrysalidés. Cette expérience, rap-

prochée de la première, met bien en évidence l'importance de la transpiration. Ce facteur, agissant en sens inverse de la dépression, aurait annulé dans une large mesure les effets de cette dernière. Malheureusement, cette action contraire est exagérée, car nous avons une atmosphère desséchée d'une façon constante. Les chrysalides ainsi obtenues ont l'extrémité postérieure rentrée en quelque sorte, les anneaux s'emboîtant les uns dans les autres dans la région abdominale. Pesées avec leurs crottes desséchées et leurs cocons, elles donnent le chiffre minuscule de 3 gr. 70. Le vase à chlorure de calcium pèse 112 gr. La balance s'établit donc assez exactement et fournit 5 gr. comme perte d'eau.

L'élimination d'eau est très active chez le ver avant cette période. Une douzaine d'individus pris dans un élevage considérable avaient été abandonnés cinq jours environ avant la montée, sans feuilles de mûrier, sous une cloche à douille étroite. Ces vers se sont vidés ; trois ont fait leur cocon deux jours avant qu'un seul sujet de l'élevage eût commencé à filer. Ces cocons ont été retirés et l'évolution s'est continuée normalement. Les vers restés en observation étaient couverts d'eau et les parois de la cloche littéralement ruisselantes. Au bout de cinq jours, trois seulement restaient vivants. Ils ont été mis à l'air et n'ont pas tardé à se réduire considérablement, *présentant, sans avoir filé, les modifications circulatoires caractéristiques de la métamorphose.* Ils arrivaient ainsi à la chrysalidation après un temps considérable, mais sans pouvoir se dépouiller de leur enveloppe extérieure, probablement parce que le tégument devenu coriace et extrêmement dur au niveau du thorax, opposait une résistance trop grande.

Ces observations montraient :

1° Que des vers privés de nourriture peuvent se vider et que leur évolution se trouve accélérée ;

2° Qu'une gêne dans l'élimination de l'eau entrave le filage et peut amener la mort ;

3° Qu'à la suite d'une gêne prolongée dans l'élimination, on peut arriver à la chrysalidation sans filage ; mais que dans ces conditions la chrysalide ne peut éclore.

Expériences N°s 4, 5 et 6 sur l'élimination de l'eau. —

Cette question fut reprise avec plus de soin. Des vers pris dans les mêmes conditions étaient exposés, soit à l'air ordinaire, soit à l'air sec, soit à l'air humide.

Les vers placés dans l'air ordinaire et privés de nourriture se vident lentement, coconnent et subissent la transformation chrysalidaire en huit jours environ.

Six vers sont placés dans un courant d'air desséché par le chlorure de calcium. Le second jour, les cocons sont bien formés et le cinquième on a déjà quatre chrysalides.

Six vers sont soumis à un courant d'air humide obtenu par la trompe. A la fin du huitième jour trois sont morts. Les autres sont mis à l'air. Huit jours plus tard, ils ne sont pas encore transformés : ils sont arrivés, en présentant les mêmes caractères que dans les observations précédentes, à cet état de chrysalides imparfaites auquel ils restent plusieurs jours encore avant de mourir.

Le rôle de la transpiration cutanée dans la métamorphose ressort nettement du fait que les conditions qui favorisent l'une favorisent l'autre, et inversement.

L'importance physiologique de cette fonction était déjà signalée par Pasteur dans sa lettre adressée à l'Académie des Sciences le 21 mai 1867. A propos de la maladie des *Morts-flats*, il dit :

« Cette maladie serait accidentelle, principalement dans le cas » où, soit par suite de la disposition des locaux, soit par l'effet des » conditions atmosphériques, telles que l'abaissement de pression » et l'état hygrométrique au moment d'un orage, la transpiration si » nécessaire au ver à soie se trouve arrêtée pendant un temps plus » ou moins long, surtout au moment où son appétit augmente con- » sidérablement, entre la quatrième mue et la montée à la bruyère. » Alors, le ver à soie doit assimiler une quantité énorme de nourri- » ture très aqueuse, et, comme il n'urine pas, il faut de toute néces- » sité que le grand excès d'eau de ses aliments s'évapore par » transpiration cutanée. Cela exige un renouvellement continuel de » l'air dans lequel il se trouve ... »

Par quel mécanisme cette élimination d'eau, jointe au changement de volume résultant pour le milieu intérieur du *vidage* et du *filage*, peut-elle intervenir pour modifier la respiration ? Les quelques expériences que j'ai pu faire me portent à croire que la

dépression du milieu intérieur joint son action à une transformation probable des téguments, comme je l'ai indiqué plus haut. Quelle part revient à chacun des facteurs ? C'est une question qu'il m'est impossible d'aborder.

*
* *

III.

CONCLUSION. — LA MÉTAMORPHOSE PAR L'ASPHYXIE ET LE DÉTERMINISME ÉVOLUTIF.

RÉSULTATS GÉNÉRAUX.

P. Bert dit dans sa note sur la respiration des Bombyx :

« J'ai voulu savoir si les oscillations remarquables que présentent » les courbes respiratoires auraient quelque rapport avec l'évolution » organique. Les recherches très minutieuses qu'a faites à ce point » de vue, sur ma demande, M. Viallanes, ont montré qu'il n'en est » rien ».

Je me suis déjà assuré que la baisse dans l'élimination de l'acide carbonique, le point de départ des phénomènes asphyxiques que j'ai étudiés, coïncide avec le début de l'histolyse. L'étude de cette histolyse ne me donnera rien de plus au point de vue général que je considère. L'exemple des Amphibiens, l'identité complète du cas étudié chez un Insecte, me conduit à admettre la même relation.

Après avoir envisagé l'ensemble des fonctions de nutrition dans les modifications qu'elles subissent, il y aurait contre-sens à admettre que ces changements énormes sont sans rapport avec la transformation organique qu'ils accompagnent. Il peut être difficile

de préciser les mécanismes intimes, mais la fonction ne saurait être séparée de l'organe, et il est permis de dire que des phénomènes physiologiques bien accusés *président* à la métamorphose du ver à soie. Ces phénomènes sont d'autant plus intéressants qu'ils semblent généraux, puisqu'ils régissent la métamorphose dans un groupe très éloigné.

Un déterminisme physiologique constant présidant aux phénomènes histolytiques dans les métamorphoses considérées : voilà le point fondamental qui ressort de ces deux études. Celle que je donne est donc bien limitée ; car elle laisse de côté, au moins dans l'interprétation, les conditions histogénétiques.

J'ai pu faire pourtant, à la fin de la vie nymphale, certains rapprochements entre mes diverses observations : rapprochements curieux parce qu'ils mettent en relief l'importance de ce milieu intérieur dont les changements, suivant l'idée émise plus haut, entraîneraient les troubles respiratoires ; curieux aussi, parce qu'ils montrent comment le même mécanisme, légèrement modifié, peut conduire à un résultat tout différent.

En examinant les deux courbes de l'acide carbonique éliminé et du gaz total extrait, on voit qu'à la veille de l'éclosion l'état des chrysalides s'améliore subitement au point de vue respiratoire : les tracés, en effet, dévient rapidement et en sens inverse.

Sortons le papillon de son tégument chrysalidaire deux ou trois jours avant l'éclosion, et observons-le, alors qu'encore humide il laisse voir par transparence les contractions du vaisseau dorsal : il ne présente rien de particulier qu'une circulation inverse bien nette. Prenons-le, au contraire, douze heures environ avant l'éclosion. A ce moment, la circulation est devenue directe. Sur la face dorsale, on aperçoit une zone sombre qui se déplace, lorsqu'on fait osciller l'animal, à la façon de la bulle d'air d'un niveau. C'est qu'en effet, le papillon est à ce moment un véritable niveau à bulle d'air.

Que l'air ait pu pénétrer à ce moment où le tégument externe se soulève au niveau des orifices stigmatiques et commence à se rompre suivant deux lignes perpendiculaires au niveau de la tête et du thorax, rien de bien étonnant. Mais cet air doit prendre la place du liquide interne qui, peu auparavant, remplissait complètement l'enveloppe ; et les mêmes conditions que je viens d'indiquer favo-

risant également l'évaporation, il fallait constater nettement à cette période une transpiration exagérée.

Je place sur l'un des plateaux d'une balance de précision deux chrysalides à trois jours environ de l'éclosion, sur l'autre deux chrysalides à la veille de l'éclosion. Celles-ci sont plus légères : je fais la tare avec 0 gr. 29. Dans des conditions identiques, il est bien évident que la perte de poids sera plus active du côté des chrysalides les plus lourdes. Or, c'est l'inverse qui se produit. Le plateau contenant les plus légères avec la tare de plomb est emporté graduellement avec un excès de perte de 48 milligr. en huit heures.

De là le fait curieux dû à la pénétration de l'air ; de là l'état de flaccidité si marqué et si caractéristique à cette période ; de là, à mon avis, le rétablissement si rapide de la circulation normale lié à l'amélioration des conditions respiratoires.

La transpiration cutanée est liée ici à des conditions qui ne se présentent point au début de la transformation : discontinuité de l'enveloppe chrysalidaire, rigidité du tégument extérieur qui garde sa forme sans céder à la réduction du volume de la nymphe. On peut comprendre par là que cette transpiration agisse en sens inverse, que la circulation directe reparaisse, que la courbe d'élimination s'élève, que la courbe du gaz total s'abaisse.

J'ai dû observer et expérimenter pour établir ces rapprochements, sans lesquels des données curieuses sur cette partie de l'évolution fonctionnelle restaient lettre morte. Mais dans la généralisation à laquelle j'arrive, je n'envisage que les phénomènes du début.

Comme conclusion de mon mémoire sur les Anoures, je donnais une définition physiologique de la métamorphose chez ces animaux :

« .... Elle est caractérisée par un ensemble de modifications » qui se tiennent .... :

» 1° Conditions anatomiques déterminant un abaissement de » pression dans la cavité branchiale ;

» 2° Ralentissement de la fonction et accélération du rythme » respiratoire ;

» 2° Accumulation de l'acide carbonique dans le sang et ralen- » tissement du mouvement circulatoire ;

» 4° Histolyse, diapédèse et phagocytose ».

Et parlant des résultats obtenus pour la fonction glycogénique, j'étais autorisé à les rapprocher de cette série, comme une nouvelle preuve d'un état asphyxique *présidant à cette phase de l'evolution.*

Chez le Ver à soie, j'arrive à une série identique dans les grandes lignes :

1° Conditions spéciales du milieu intérieur entraînant des troubles respiratoires ;

2° Baisse dans l'élimination de l'acide carbonique et dans la valeur du rapport $\frac{CO^2}{O}$ (P. Bert) ;

3° Accumulation de l'acide carbonique dans le milieu intérieur et troubles circulatoires ;

4° Histolyse et accumulation de glycogène ;

5° Destruction asphyxique du glycogène.

La métamorphose par l'asphyxie chez les Insectes. — Ces faits étant constatés chez un type Insecte, dans quelle mesure pourra-t-on généraliser. Si l'on ne considère que cet état physiologique général résultant de conditions asphyxiques, état si bien caractérisé dans les formes éloignées que j'ai prises pour objet d'étude, on peut dire que vraisemblablement, chez tous les Insectes à métamorphoses, l'histolyse sera liée au même état.

Mais il y aura des modifications de détail. Ces modifications pourront porter sur les *mécanismes* : c'est ainsi que, chez le ver à soie, l'origine de l'état asphyxique semble toute différente de celle indiquée chez les Amphibiens. Des variations plus considérables encore se présentent dans la *forme des troubles nutritifs* chez tel ou tel type. Ainsi, la chenille du Grand Paon, (au moins d'après les quelques exemplaires que j'ai pu observer) ne montre pas cette forme particulière de circulation (*circulation indifférente*) que j'ai indiquée pour le ver à soie au moment de la nymphose : il y a seulement ces alternatives de circulation directe et inverse signalées plus haut.

J'ai cherché également à examiner la circulation chez des asticots en voie de transformation. Mais le vaisseau dorsal ne reste visible que fort peu de temps ; il ne paraît que sur une étendue de plus en

plus restreinte, et tant qu'il est visible, son rythme est très rapide.

Toutes ces conditions font qu'il est bien difficile de saisir nettement les périodes d'inversion, car on ne pourrait avec certitude attribuer tel ou tel sens au courant à un moment donné. Je dois m'en tenir à ce seul fait bien constaté qu'au stade en question *le rythme circulatoire subit des ralentissements périodiques.*

Les recherches ultérieures permettront certainement d'appliquer d'une façon générale à l'histolyse dans les métamorphoses un mécanisme physiologique dont les traits fondamentaux se retrouvent chez des formes éloignées comme un amphibien et un insecte.

Le déterminisme évolutif. — Je ne voudrais pas quitter cet exposé de résultats sans en préciser la portée. Des explications qui m'ont été demandées sur mon dernier travail et même du sens général des analyses bienveillantes que j'ai lues, il ressortirait que pour bien des naturalistes j'ai voulu donner la *cause de la métamorphose.*

Des modifications fonctionnelles comme celles que j'observe pourraient donner le change parce que je les montre étroitement liées les unes aux autres.

Mais lorsqu'on touche au *pourquoi* d'un phénomène il est nécessaire de s'entendre ; parce que le pourquoi scientifique ne saurait être qu'un *comment.*

Il me semble même que l'idée de causalité a fort peu de chose à voir avec ce *comment* : parce que le déterminisme d'un fait biologique étant établi à une certaine époque, avec certaines méthodes, avec un certain actif scientifique, il peut et doit forcément subir des modifications par la suite. Prenons l'exemple de la métamorphose des Amphibiens dans laquelle l'enchaînement des faits apparaît nettement. Le début de la série que j'ai esquissée comme caractéristique de cette métamorphose est un changement de pression dans les voies respiratoires, changement qui est lié à des modifications anatomiques : production d'orifices expirateurs complémentaires à la sortie des membres antérieurs, chute des valvules nasales, évolution de l'appareil maxillaire. S'il y a une cause à chercher quelque part, elle doit être là.

Les causes premières ne sont pas du domaine scientifique et on

peut s'en tenir au mot du grand Newton : celui qui les cherche « prouve qu'il n'est pas un homme de science ». S'agira-t-il d'une cause initiale, d'une cause déterminante générale ?

Dans cette série, comme dans toute série expérimentale, le point de départ est toujours à la merci du chercheur. Qu'il le choisisse dans ses observations ou qu'il le pose par l'expérimentation, ce point de départ est arbitraire comme le phénomène que l'on qualifie de final. Si je considère comme cause déterminante la sortie des pattes antérieures, on pourra me demander : pourquoi les pattes antérieures sortent-elles à ce moment et de cette façon ? En effet, les membres postérieurs sortent également. Pourquoi paraissent-ils beaucoup plus tôt ? Pourquoi ne laissent-ils pas à la paroi du corps deux boutonnières comme font les antérieurs pour la cavité branchiale ? Je n'examine pas quelles réponses plus ou moins plausibles on pourrait faire à ces questions (car l'émission des membres postérieurs doit avoir également son déterminisme) : je me contente de montrer que notre série physiologique est illimitée puisqu'elle suppose un nombre indéfini de pourquoi. Donc, *pas de cause initiale saisissable.*

Les résultats expérimentaux, les coupes pratiquées artificiellement dans cette série, coupes qui donnant une partie des résultats venaient confirmer l'ensemble, pouvaient plus facilement faire considérer chaque jalon comme une *cause déterminante* par rapport au suivant. Considérons par exemple le ralentissement circulatoire obtenu par l'action du curare, et accompagné de diapédèse. Le ralentissement de la circulation capillaire peut-il être regardé comme la cause déterminante de la diapédèse ? Nous admettons qu'en bloc et dans les conditions normales il la favorise. Mais comment ? Le phénomène tient-il à un état particulier des globules blancs ou des parois, ou à toute autre condition ? Nous l'ignorons ; mais il peut se faire qu'on arrive à le savoir. Représentons alors par A le phénomène du ralentissement ; par B le phénomène de la diapédèse et supposons qu'entre ces deux anneaux de notre chaîne viennent s'en intercaler deux autres α, α'. Dans la série contenue A, α, α', B, l'expérimentateur pourra pratiquer des coupes comme nous dans la nôtre. Il pourra artificiellement peut-être dissocier cette chaîne en deux tronçons A α, α' B, tels qu'étant donné le phénomène A, suive uniquement le phénomène α ; tels qu'étant

donné le phénomène α' suive le phénomène B sans l'intermédiaire de A. A n'est plus cause immédiate : il n'est même plus cause. C'est pour cela qu'imitant Cl. Bernard j'appelle simplement une série de ce genre : le *déterminisme d'un fait d'évolution*. Ce déterminisme dans le cas particulier constitue bien une définition de la métamorphose. Il comprend des jalons qui sont des faits et que l'état actuel de la science permet de rattacher. Mais comme toute définition scientifique, celle-ci est variable. En somme la notion de cause ne saurait intervenir dans un déterminisme physiologique : parce que ce déterminisme a un point initial arbitraire, un point final arbitraire, parce que les anneaux qui composent sa chaîne peuvent être modifiés dans leurs rapports par l'interposition d'un ou de plusieurs anneaux nouveaux, peut-être même d'un ou de plusieurs chaînons nouveaux.

Lyon, 1er Août 1892.

NOTE ON ATRIAL, OR CIRCUMCLOACAL, TENTACLES IN THE TUNICATA

BY

PROF. W. A. HERDMAN, F. R. S.

In the interesting and important paper by my friend M. le Dr Charles JULIN, which forms the first part of his « Les Ascidiens des côtes du Boulonnais (1) », I notice it is stated, on p. 30 : « L'existence d'une couronne de tentacules circumcloacaux n'a jamais, à ma connaissance du moins, été signalée chez aucune espèce d'Ascidien simple ou composé ». If it has escaped JULIN's attention that I described and figured atrial tentacles in 1882 in a simple Ascidian and in 1886 in a compound one, then I fear it may have escaped notice altogether, perhaps because along with some other anatomical observations and some theoretical conclusions and suggestions it is buried in the « Challenger » Reports in a mass of detailed descriptions of new species. At any rate the existence of atrial tentacles is evidently so little known that this brief note upon what I have seen of them may be of interest.

(1) *Bulletin scientifique*, tome XXIV, p. 208, 1892.

In the simple Ascidian *Bathyoncus mirabilis*, from the Southern Ocean, at a depth of 1600 fathoms, there are two circlets of minute tentacular processes which project from the inner surface of the cloacal wall close to the atrial aperture. These atrial tentacles are all of the same size, aud are placed at about their own length apart from one another (see Report on Tunicata of Challenger Exp., Part. I, Vol. VI, 1882, p. 167, and Pl. XXIV, fig. 12, *at. t.*).

The Ascidiozooids of the compound (?) Ascidian *Goodsiria placenta*, from the Cape of good Hope, have also atrial tentacles, very much tihe those of *Bathyoncus mirabilis*, but forming a single series. In the original description (*op. cit.*, Part. II, Vol. XIV, 1886, p. 331, and Pl. XLIII, fig. 10), I wrote as follows : — « At the base of the atrial siphon, where the invaginated layer of test ends, there is a slight ridge which bears a series of small tentacles projecting freely into the peribranchial cavity. These atrial tentacles are much smaller than the ordinary or branchial tentacles, and there are only twelve of them. The position of the atrial tentacles in relation to the atrial siphon corresponds exactly to the position of the branchial tentacles at the base of the branchial siphon, but their use, at the entrance to the peribranchial cavity, is not obvious. It has been observed in some simple Ascidians that the current of water which usually flows in at the branchial aperture and out at the atrial is occasionally reversed for a short period, the atrial aperture becoming inhalent. Possibly in the present species this habit may have become so marked as to have favoured the development of a circle of atrial tentacles which would act as tactile organs waving in the current of water entering the animal ».

During the rast few years I have found similar atrial tentacles in at least three new species of the compound (?) Ascidian genus *Chorizocormus*, viz., *Ch. Sydneyensis*, *Ch. leucophæus*, and *Ch. subfuscus*, all from Australia. In each case they form a single circlet, as in *Goodsiria placenta*, and there are about 20 tentacles. They are briefly referred to in my « Revised Classification of the Tunicata » (1891), at p. 636, and will be figured in the forthcoming « Catalogue of Tunicata of Australian Museum ». And lastly JULIN has made the interesting discovery that atrial tentacles are also present in *Styelopsis grossularia*.

I have queried (?) above the genera *Goodsiria* and *Chorizo-*

cormus as being Compound Ascidians because they belong to the family Polystyelidæ in regard to which it must be considered still doubtful whether the masses of Ascidiozoids are true colonies. But although they may be colonial forms now, there can be no doubt that phylogenetically the Polystyelidæ are closely related to the subfamily Styelinæ of the Cynthiidæ, the subfamily to which both *Bathyoncus* and *Styelopsis* belong. So we arrive at the interesting conclusion that the four genera in which up to now atrial tentacles have been noticed, although differing widely from on another in appearance, structure and habitat, are yet phylogenetically rather closely related. I think it not unlikely that atrial tentacles will be found, if looked for, in other members of the groups Styelinæ and Polystyelidæ.

Another point : It is an interesting fact, and may have some significance, that putting aside *Bathyoncus mirabilis*, in regard to the conditions of life of which we know nothing — all the five species in which atrial tentacles have as yet been demonstrated form either colonies or aggregations, *i, e.* they have numbers of small individuals or ascidiozooids massed together. It is quite conceivable that under these crowded conditions it may be advantage to the animals to have the power (to return to the suggestion I made in the « Challenger » Report) of frequently reversing the current of water, or of using the atrial for a time as the inhalent aperture — possibly for example because of being so placed amongst neighbours that the atrial siphon is able to draw upon a purer supply of water, — and in any such case the advantage of having the entrance to the peribranchial cavity provided whit a circlet of tentacles is obvious.

Possibly Julin, in his recent investigations on *Styelopsis grossularia*, has already solved the problem of the meaning and use of the atrial tentacles, and may he able either to support or demolish the above suggestion. In any case I shall be much interested to learn his views on the matter.

Liverpool, 1 August 1892.

SUR L'IRRITABILITÉ DES NOCTILUQUES,

PAR

JEAN MASSART,

Assistant à l'Institut botanique (Université de Bruxelles).

L'irritabilité des êtres vivants se manifeste d'habitude par un mouvement. La faculté qu'ont les plantes de présenter des réactions motrices (courbures, déplacements) en présence d'excitants déterminés, a été désignée par les botanistes sous les noms de géotropisme, d'héliotropisme, de chimiotaxisme, etc. Chez les animaux, on admet qu'une excitation appropriée peut provoquer non seulement des mouvements (contractions musculaires, actions vasomotrices), mais encore des sécrétions de la part de certaines glandes, l'autotomie d'un membre, des actions d'arrêt, etc.

Les Noctiluques sont parmi les êtres les plus inertes que nous connaissions ; incapables de se transporter activement, elles ne présentent d'autres mouvements que la circulation protoplasmique

et les rares et paresseuses contractions de leur fouet. Chez ces Cystoflagellates, l'irritabilité se manifeste par la phosphorescence : toute excitation convenable provoque une émission de lumière.

Nous nous sommes proposé d'étudier sous l'influence de quels excitants les Noctiluques réagissent, et quelles sont les modifications que les agents extérieurs font subir à la phosphorescence. Pour tout ce qui concerne l'historique de ces questions, nous renvoyons au livre de M. O. Bütschli : *Protozoa* dans Bronn's *Klassen und Ordnungen des Thierreichs*, 2e édition.

Pendant la belle saison, on se procure facilement de grandes masses de Noctiluques sur le littoral sablonneux de la Belgique ; on se sert d'un filet en soie de bluterie dont les mailles sont assez serrées pour ne pas laisser passer les organismes recueillis. Ceux-ci peuvent être conservés vivants dans un endroit frais, pendant plus d'une semaine ; la seule modification qu'on observe est l'augmentation de leur poids spécifique : au lieu de rester flottants à la surface du liquide, les individus tombent successivement au fond du récipient. Voici comment nous avons déterminé la densité de ces organismes : on fait un mélange d'eau de mer et d'eau distillée tel que les Noctiluques s'y maintiennent en équilibre sans s'élever ni descendre ; il est évident que le poids spécifique du liquide est alors égal à celui des cellules, et il suffit de déterminer le premier à l'aide d'un densimètre pour connaître du même coup le second. La densité des Noctiluques varie fort peu dans les conditions naturelles: nous l'avons toujours trouvée égale à 1.014. MM. Goethart et Heinsius qui ont expérimenté l'été dernier à la station zoologique du Helder sont arrivés au même chiffre. Dans le rapport qu'ils adressent au Ministre de l'Intérieur des Pays-Bas, ils attribuent le faible poids spécifique de ces êtres à la présence dans la cellule d'un sel peu dense, le chlorure d'ammonium. Sans vouloir mettre en doute les résultats obtenus par les expérimentateurs, nous croyons néanmoins que le flottement des Noctiluques est due en grande partie aux gouttelettes de matière grasse disséminées dans le protoplasma ; ce qui confirme notre manière de voir, c'est que les Noctiluques qui ont été conservées un certain temps dans le laboratoire tombent au fond après avoir épuisé leurs réserves hydrocarbonées.

Nous avons fait nos recherches à l'hôpital maritime de Middelkerke (près d'Ostende) pendant les séjours que nous y avons faits,

en qualité d'interne, en 1890 et en 1891. Nous sommes heureux de pouvoir exprimer notre reconnaissance à M. Casse, médecin-directeur de l'hôpital maritime, et à M. le Prof. Heger qui mit à notre disposition les appareils de l'Institut de Physiologie de l'Université de Bruxelles.

Excitants des Noctiluques.

Lorsqu'on excite électriquement les nerfs d'un animal supérieur, on obtient, suivant les fibres qu'on influence, des effets très divers : sécrétions glandulaires, accélération des mouvements du cœur, dilatation des vaisseaux, autotomie d'un membre, contractions musculaires, etc.; un même excitant appliqué à divers organes y détermine des réactions très différentes. Les Noctiluques, au contraire, manifestent surtout leur sensibilité par une seule réaction : l'émission de lumière (1). Nous aurons donc à étudier, non pas quels sont les divers effets que produit un même excitant, mais bien quels sont les divers excitants qui provoquent une même réaction : la phosphorescence. Les agents extérieurs qui mettent en jeu l'irritabilité des Noctiluques peuvent être groupés en excitants mécaniques, physiques et chimiques.

A. **Excitants mécaniques.** — L'agitation est l'excitant normal, naturel des Noctiluques. Chacun sait qu'une mer très calme n'est pas phosphorescente ; mais que la brise se lève, et aussitôt la crête de chaque vague se couvre d'étincelles brillantes. Il est facile d'étudier ce phénomène dans un chenal ou dans un port où l'eau est très tranquille ; il suffit d'y jeter une pierre pour produire des ondes qui s'élargissent progressivement jusqu'à leur extinction ; au moment du passage de l'onde, la surface du liquide s'illumine soudain pour retomber dans l'obscurité l'instant d'après ; on voit ainsi des cercles de feu qui deviennent de plus en plus étendus en perdant de leur éclat.

(1) Nous ne savons pas si la circulation protoplasmique et les mouvements du fouet sont sous la dépendance d'agents extérieurs.

Rien de plus simple que de répéter cette expérience dans un grand cristallisoir. On souffle légèrement au milieu de la surface du liquide : aussitôt des ondes lumineuses naissent en ce point et se propagent jusqu'au bord ; lorsque ceux-ci sont verticaux, les ondes s'y réfléchissent et on voit apparaître une nouvelle série de cercles lumineux qui vont en se rétrécissant vers le centre. Lorsque les bords sont inclinés comme ceux d'une assiette, la réflexion n'a pas lieu, et l'on constate, dans ce cas, que l'illumination des Noctiluques est beaucoup plus forte à cet endroit.

La secousse imprimée à l'eau influence les Noctiluques de plus d'une façon, et il est permis de se demander si l'excitation tient à l'agitation proprement dite, c'est-à-dire à la vibration du liquide, vibration qui se communique aux cellules, ou bien si elle ne résulte pas plutôt de la déformation du corps de la Noctilique. Pour élucider ce point, il est nécessaire de dissocier le phénomène : il faut déformer les cellules sans les secouer et, d'autre part, les faire vibrer rapidement sans modifier leur contour.

1. Déformation du corps. — Pour l'obtenir, il suffit de déposer des organismes sur du papier buvard ; le liquide s'infiltre dans le papier et les cellules s'accollent bientôt à la surface avec interposition d'une légère couche d'eau. Dès ce moment, la tension superficielle intervient : sous son influence, le corps sphérique des Noctiluques s'aplatit contre la feuille rigide et la phosphorescence se montre. On observe également l'émission de lumière par des individus placés sur un filet ; ici encore, c'est la tension superficielle qui déforme les cellules sans leur imprimer la moindre secousse. *La simple modification de la forme du corps est donc accompagnée de l'émission de lumière.*

2. Vibration des cellules. — Nous nous servions de diapasons dont l'extrémité d'une des branches était munie d'une aiguille qui plongeait verticalement dans l'eau de mer. Dès que le diapason fonctionnait, la surface du liquide était animée de vibrations très rapides, mais d'une amplitude insuffisante pour modifier sensiblement la forme des cellules. Nous avons fait usage d'une série de dix-

neuf instruments, donnant des nombres de vibrations simples compris entre 256 et 2730 par seconde. Nous nous sommes également servi des lames qui sont annexées à l'appareil de KRONECKER pour l'interruption du courant électrique ; ces lames donnent de 10 à 80 oscillations par seconde. Jamais nous n'avons observé de phosphorescence. Le résultat a été le même lorsque nous produisions des ondes d'interférence en plaçant dans le liquide des lames à surface plane ou courbe contre laquelle se réfléchissaient les ondulations directes. *La secousse simple n'excite donc pas les Noctiluques.* Sous l'influence de l'agitation, les Noctiluques ne brillent que pour autant que les divers points du corps supportent des pressions inégales. Lorsque la déformation cellulaire est exagérée, l'enveloppe se déchire et le protoplasme reste lumineux pendant quelques instants.

B. Excitants physiques.

1. Température. — Lorsqu'on plonge dans de l'eau à 60° un tube contenant des Noctiluques, on voit celles-ci s'illuminer brusquement ; l'intensité de la lumière décroît graduellement, et au bout de deux minutes tout est rentré dans l'ombre.

Même résultat quand on dépose le tube dans un mélange réfrigérant.

2. Concentration. — Les Noctiluques sont adaptées à vivre dans un milieu de concentration sensiblement constante ; les expériences suivantes montrent que la modification brusque de la concentration agit comme excitant : des Noctiluques sont versées dans un récipient et laissées en repos pour leur permettre de s'amasser dans les couches superficielles ; puis, à l'aide d'une pipette, on dépose quelques gouttes d'eau distillée à la surface du liquide. En vertu de sa moindre densité, l'eau s'étend lentement sur toute la surface libre ; au fur et à mesure qu'elle s'étale, les organismes s'illuminent vivement : il se forme un cercle lumineux qui s'élargit jusqu'à toucher les bords du vase. Les individus qui viennent d'être touchés par l'eau distillée jettent une étincelle brillante, et celle-ci fait place

à une lueur diffuse et peu accusée dès que les Noctiluques se trouvent dans l'intérieur du cercle. Pendant toute la durée de l'expérience on a donc sous les yeux un cercle dont le bord projette de vifs éclairs et dont le milieu présente une lueur lactée.

Lorsqu'on verse délicatement sur des Noctiluques une solution concentrée de chlorure de sodium ou de sucre, on constate que la phosphorescence persiste après que l'eau est revenue complètement au repos. Les Noctiluques présentent donc la réaction lumineuse vis-à-vis de milieux très concentrés, comme vis-à-vis de ceux dant la concentration est trop faible.

C. **Excitants chimiques.** — Les savants qui se sont occupés de ces Cystoflagellates ont observé la phosphorescence sous l'influence d'un grand nombre de corps dissous : acides, alcalis, alcool, etc. Les résultats les plus nets sont ceux qu'on obtient par l'emploi de substances volatiles, ce qui tient à la facilité avec laquelle on écarte l'excitant au moment voulu ; lorsqu'on dissout le corps dans le liquide où flottent les Noctiluques, il n'est pas possible d'agir ainsi. Néanmoins cette dernière méthode nous a fourni quelques résultats intéressants qui sont relatés plus loin.

Les Noctiluques sont versées dans un flacon à large goulot et y restent en repos jusqu'à ce qu'elles se soient accumulées à la surface. On dépose alors sur l'orifice du récipient quelques doubles de papier buvard imbibé de la substance à essayer, puis le tout est recouvert d'un verre de montre. Dans ces conditions, les vapeurs diffusent rapidement vers le liquide et imprègnent les couches superficielles où flottent les organismes.

Plusieurs cas peuvent se présenter quant à la façon dont les Protistes réagissent :

1. Ils donnent une vive étincelle au moment où l'on applique l'excitant, puis ils redeviennent sombres. L'amylène et le bromure d'éthyle donnent lieu à ce genre de réaction. Citons l'expérience faite avec l'amylène.

La compresse imbibée du liquide volatil n'est laissée qu'un instant sur l'orifice du flacon ; les Noctiluques s'illuminent aussitôt et chacune brille pendant une fraction de seconde : ce phénomène se

reproduit successivement chez les divers individus, de sorte qu'on voit des étincelles jaillir de la surface du liquide, tantôt en un point, tantôt en un autre. Un faible choc donné contre les parois du récipient produit une illumination générale de la couche supérieure. La lumière est même plus intense qu'avec des individus normaux. Il y a *hyperesthésie*.

Au bout de cinq minutes tout est sombre. La sensibilité au choc est conservée. Les Noctiluques sont redevenues normales.

Après vingt-cinq minutes, même état.

Après huit heures, id.

2. Les Noctiluques donnent d'abord une étincelle brusque, puis elles restent faiblement lumineuses pendant un temps variable : tel est le cas pour l'aldéhyde ordinaire, le bromoforme et le chloroforme. Voici l'expérience avec le bromoforme :

La compresse n'est laissée en place que pendant très peu de secondes. La surface du liquide s'illumine de la même façon que pour l'amylène (voir ci-dessus), mais elle reste vaguement éclairée.

Au bout de cinq minutes, les Noctiluques émettent toujours une faible lueur dont l'agitation n'augmente pas d'intensité. Il y a *anesthésie*.

Après vingt-cinq minutes, la lueur est devenue presque imperceptible ; l'anesthésie persiste.

Après vingt heures, il n'y a plus la moindre lumière ; un choc donné au vase fait briller les Noctiluques, celles-ci sont donc redevenues normales.

3. Il ne se produit pas d'étincelles ; les Noctiluques émettent une vague lueur qui s'éteint bientôt. Cette action est déterminée par l'acétate d'éthyle, l'acétone et l'éther éthylique. Voici comment agit l'acétone :

Au moment où le papier imbibé de l'excitant est placé sur le flacon, la surface émet une lumière indécise qui n'augmente pas par l'agitation ; les Noctiluques sont *anesthésiées*.

Après cinq minutes, la surface est redevenue sombre ; le choc ne produit aucune lueur.

Après seize minutes, même état.

Après vingt-huit minutes, tout est sombre ; la secousse détermine

une phosphorescence diffuse qui persiste quelques instants. (Retour à l'état normal.)

Après cinquante minutes, la surface est obscure ; l'agitation la fait briller pendant un instant, puis tout retombe dans l'obscurité.

4. Les Noctiluques ne donnent pas d'étincelle ; elles s'éclairent faiblement d'une lumière qui persiste longtemps. Le nitrite d'amyle est le seul corps qui soit dans ce cas : il détermine l'apparition d'une lueur diffuse qui s'exagère par la secousse ; il n'y a *pas d'anesthésie*. Au bout de trois minutes, l'*anesthésie* s'établit, puis lentement les organismes succombent.

5. Certaines substances ne provoquent pas la moindre excitation ; elles *anesthésient* purement et simplement (Alcool méthylique, paraldéhyde).

6. D'autres, enfin, tuent d'emblée les cellules sans donner lieu à aucune réaction lumineuse. (Pipéridine.)

La vapeur de tous ces corps a pour effet de diminuer sensiblement la tension superficielle de l'eau de mer. Mais la phosphorescence est indépendante de cet abaissement de la tension ; en effet, on peut rendre la tension superficielle très faible en étalant à la surface du liquide une couche très mince d'huile ; dans ces conditions, on n'obtient aucune émission de lumière.

Les expériences que nous avons faites en dissolvant directement dans l'eau de mer des substances solides, nous ont donné des résultats beaucoup moins concluants. L'antipyrine $\left(\frac{1}{400}\right)$ et le nitrate d'aconitine $\left(\frac{1}{500}\right)$ agissent à peu près comme l'amylène. La phosphorescence que donnent l'hydrate de chloral $\left(\frac{1}{300}\right)$, l'hydrate de bromal $\left(\frac{1}{300}\right)$ et le chlorhydrate de cocaïne $\left(\frac{1}{200}\right)$, se rapproche de celle que provoque le nitrite d'amyle.

Nous avons constaté par cette méthode deux faits intéressants :

le chlorhydrate de morphine $\left(\frac{1}{200}\right)$ et le métaphosphate de sodium $\left(\frac{1}{200}\right)$, ne donnent lieu ni à de l'anesthésie, ni à de l'excitation ; ces corps ne paraissent nullement gêner les Noctiluques. Le fait est surtout étonnant pour le métaphosphate qui est considéré comme un coagulant énergique des albuminoïdes.

Modificateurs de l'irritabilité.

Pour étudier l'influence des agents extérieurs sur la faculté qu'ont les Noctiluques de réagir par l'émission de lumière, il fallait dans toute la série des expériences s'adresser à un seul et même excitant : nous avons toujours eu recours au choc. Des secousses aussi semblables que possible étaient imprimées au flacon avant et pendant l'expérience ; la quantité et la qualité de la lumière émise par les Noctiluques permettaient d'apprécier approximativement l'état de leur excitabilité.

Les agents que nous avons fait agir sont en grande partie ceux qui étaient essayés comme excitants : nous les classerons donc aussi en agents mécaniques, physiques et chimiques.

A. **Modificateurs mécaniques.** — Chacun a pu remarquer que dans une mer phosphorescente, c'est la crête des vagues qui seule s'illumine sous l'action des Noctiluques et que le phénomène est beaucoup plus marqué avec une brise légère que lorsque le vent souffle en tempête. Pourtant, il est bien évident que dans le dernier cas, la surface toute entière de l'eau est au moins aussi agitée que ne le sont les vagues elles-mêmes par un temps plus calme. La différence tient à ce que l'irritabilité des Noctiluques disparaît très vite lorsqu'elles sont soumises à des secousses violentes et répétées. Quand la mer est calme, elles ne sont agitées qu'au passage d'une vague et leur irritabilité se conserve ; mais quand la mer est au contraire très houleuse, leur faculté de réagir est bientôt émoussée

par l'agitation continue à laquelle elles sont soumises, et il ne faut rien moins que les fortes lames pour les tirer de leur torpeur.

L'expérimentation directe permet de suivre le phénomène. Un flacon contenant des Noctiluques est secoué fortement ; pendant les premiers instants, la masse du liquide est parcourue par des points lumineux qui sont les Noctiluques lancées dans toutes les directions. Au bout de trois minutes, le liquide est devenu lumineux dans toute son étendue : les Noctiluques répandent une lueur très faible, insuffisante pour les faire apercevoir distinctement. A ce moment, le liquide ne peut mieux être comparé qu'à une nébuleuse non résoluble. Les Noctiluques sont alors complètement insensibles, et les secousses les plus violentes ne les font pas briller davantage.

Le flacon est alors laissé en repos dans le laboratoire où règne une obscurité complète. Au bout de six minutes, le liquide est resté lacté, mais la lueur s'exagère très légèrement par la secousse.

Au bout de vingt minutes, la phosphorescence diffuse a disparu et les organismes ont récupéré leur irritabilité première.

Ce phénomène est comparable à ce qui se passe chez la Sensitive (*Mimosa pudica*). Lorsqu'on donne des chocs répétés à la plante, celle-ci finit par ne plus réagir ; son excitabilité est épuisée ; il faut la laisser reposer quelque temps pour que la secousse produise de nouveau son effet accoutumé.

B. Modificateurs physiques.

1. — Température. — Les variations de température ont une influence manifeste sur l'irritabilité des Cystoflagellates. Les expériences suivantes montrent que lorsqu'on dépasse une certaine limite au-dessus ou au-dessous de la température normale, les organismes sont irrémédiablement perdus ; mais quand on opère avec précaution, on peut les chauffer ou les refroidir de telle façon que la phosphorescence soit très profondément modifiée, sans qu'ils aient perdu la faculté de revenir à leur excitabilité ordinaire, dès que les conditions anormales de température ont cessé d'agir.

Pour les quatre expériences suivantes, je faisais usage d'un bain que je pouvais chauffer par l'introduction de quantités variables d'eau chaude ou refroidir en y déposant des morceaux de glace. Chaque

expérience se faisait sur trois flacons de Noctiluques que j'interrogeais alternativement au point de vue de l'excitabilité ; ceci était nécessaire pour éviter l'épuisement.

Abaissement de la température.

Expérience α. — La température initiale est de 20°.

Après 10 min.	Temp. = 15°,2.	Irritabilité intacte.	
— 17 —	— 13°,4.	Noct. peu excitables.	
— 21 —	— 9°,5.	id.	une légère lueur persiste après la secousse.
— 25 —	— 8° .	id.	id.
— 27 —	— 8° .	id.	id.
— 32 —	— 8° .	id.	id.
— 36 —	— 7°,7.	Noct. très peu excit.	id.
— 40 —	— 7°,1.	id.	id.
— 45 —	— 6°,4.	id.	id.
— 52 —	— 6° .	id.	la faible lueur persiste tout le temps.
— 70 —	— 6° .	id.	id.

Les flacons sont retirés de l'eau glacée et déposés sur la table. La température de l'air = 20°.

Après 5 min.	Temp. = 6°,5.	Noct. à peine excitables,	la lueur persiste toujours.
— 10 —	— 7°,6.	id.	id.
— 15 —	— 10°,4.	Noct. inexcitables.	id.
— 22 —	— 12°,6.	id.	la lueur a disparu.
— 50 —	— 20° .	id.	id.

*
* *

Expérience β. — Au début, la température = 20°.

Après 35 min. Temp. = 8° .	Noct. peu excitables. Après le choc, elles présentent une légère lueur qui persiste quelques secondes.	
— 42 — — 7°,6.	id.	id.

Les Noctiluques sont retirées de l'eau froide et placées sur la table.

Après 18 min. Temp. = 10°,2.	Noct. peu excitables. Persistance d'une légère lueur.
— 30 — — 14°,3.	Noctiluques redevenues normales.

*
* *

Élévation de la température.

Expérience γ. — Température initiale = 20°.

Après 3 min. Temp. = 23° .	Excitabilité normale.	
— 12 — — 27° .	id.	
— 20 — — 30°,1.	Noct. faiblement excitables.	
— 23 — — 32° .	id.	Persistance d'une légère lueur.
— 25 — — 35° .	Noct. à peine excitables. Persistance d'une lueur assez forte.	

Les flacons sont retirés et déposés sur la table.

Après 3 min. Temp. = 33°,1.	Noct. à peine excitables. Persistance d'une faible lueur.	
— 8 — — 31° .	id.	id.
— 12 — — 29°,4.	id.	id.

Après 18 min.	Temp. = 27°,1.	Noct. non excitables ; elles émettent constamment une très vague lueur.
— 23 —	— 25°,5.	Plus rien.
— 45 —	— 22°3.	id.

*
* *

Expérience δ. — Température au début = 20°.

Après 7 min.	Temp. = 30°,4.	Excitabilité très faible. Très légère lueur qui persiste quelques secondes.

Les Noctiluques sont retirées.

Après 10 min.	Temp. = 27°,3.	Excitabilité très faible. Persistance d'une vague lueur.
— 34 —	— 25° .	L'excitabilité est redevenue normale.

*
* *

2. Concentration. — Les Noctiluques supportent sans en paraître incommodées des variations assez considérables de la concentration. Elles se maintiennent vivantes et excitables pendant au moins une douzaine d'heures, dans un mélange de 5 parties d'eau de mer et 4 parties d'eau douce ; lorsque le mélange est à parties égales, les organismes succombent rapidement.

On peut aussi augmenter impunément, dans de notables proportions, la concentration du milieu. Dans les expériences suivantes, nous ajoutons à l'eau de mer des quantités variables de solution de

chlorure de sodium à 12 %, soit une concentration saline environ quadruple de celle de l'eau de mer.

Eau de mer :	7 volumes.	— Solution de Cl Na :	1 volume.
—	5 —	—	1 —
—	4 —	—	1 —
—	3 —	—	1 —
—	3 —	—	2 —
—	3 —	—	3 —

Après 15 minutes, les Noctiluques sont demeurées excitables dans les quatre premiers mélanges. Les deux derniers restent sombres, malgré l'agitation.

Après 4 heures, les Noctiluques des trois premiers mélanges sont normales ; celles qui se trouvent dans les trois derniers sont mortes.

Après 23 heures, même état.

Lorsque des Noctiluques sont placées dans un milieu moins concentré que l'eau de mer normale, elles perdent de leur densité : nous avons pu abaisser le poids spécifique des Noctiluques à 1,013, sans que leur excitabilité soit aucunement affaiblie. Il est probable qu'en présence de liquides trop concentrés, elles augmentent de densité ; mais la mesure directe n'a pas été faite.

3. Lumière. — Nous avons montré précédemment que des individus épuisés par l'agitation continue, recouvrent leur faculté d'émettre de la lumière par le simple repos à l'obscurité. L'exposition des Noctiluques aux rayons lumineux n'est donc pas nécessaire pour qu'elles puissent produire elles-mêmes de la lumière. Mais les alternatives de lumière et d'obscurité ne sont pas sans importance pour l'irritabilité, et M. Henneguy (1) a observé que les Noctiluques ne deviennent bien phosphorescentes qu'après un séjour d'une heure à l'obscurité. Nos expériences montrent que l'irritabilité est sous la dépendance des alternatives de jour et de nuit ; les Noctiluques ne sont guère excitables par la secousse pendant le jour ;

(1) Henneguy. Influence de la lumière sur la phosphorescence des Noctiluques. *C. R. Soc. Biol.*, 27 oct. 1888.

elles ne brillent que pendant la nuit. Fait plus curieux : lorsque les organismes sont soustraits à cette alternance de lumière et d'obscurité, lorsqu'ils sont maintenus soit à la lumière continue, soit à l'obscurité continue, ils n'en restent pas moins beaucoup plus excitables pendant la nuit que pendant la journée. Il y a là un véritable phénomène de mémoire : tout se passe comme si les Noctiluques gardaient le souvenir de la succession régulière des jours et des nuits.

Ce phénomène présente la plus grande analogie avec ce qu'on observe dans le règne végétal. Certaines plantes, telles que les *Oxalis* et beaucoup d'espèces de Papilionacées (Haricot, Trèfle, Sensitive, etc.), présentent une disposition des feuilles différente pour le jour et pour la nuit Lorsqu'un individu de Sensitive est placé dans des conditions telles qu'il se trouve constamment soit à l'obscurité, soit à la lumière artificielle, il continue pendant plusieurs jours à disposer ses feuilles en état de veille vers le matin et en état de sommeil vers le soir. Mais le phénomène ne dure que quelques jours chez les plantes ; bientôt les mouvements des feuilles cessent sans que la plante paraisse en souffrir. Au contraire, chez les Noctiluques, l'émission de lumière pendant la nuit se poursuit jusqu'à la mort des cellules. C'est ce que montrent les trois expériences suivantes.

Les trois expériences étaient disposées dans une même chambre noire ; une lampe à gaz maintenait une lumière constante pendant toute la durée des recherches. Dans la chambre se trouvait une armoire hermétiquement close, où nous placions les Noctiluques que nous voulions soumettre à l'obscurité continue.

Expérience α. — Noctiluques pêchées le 24, VIII, 1891 à 6 h. du soir et placées à l'obscurité jusqu'au 25, VIII, 1891 à 11 h. du soir. Elles sont alors exposées à la lumière jusqu'à la fin de l'expérience.

24, VIII, 8 h. soir. Noct. très excitables.
25, VIII, 9 h. matin. Noct. peu excitables.
25, VIII, 9 h. soir. Noct. très excitables.

Placées à la lumière.

26, VIII, midi. Noct. très peu excitables ; on ne constate qu'un peu de lumière sur le bord du vase.
26, VIII, minuit. Noct. très excitables.
27, VIII, 2 h. matin. Noct. très peu excitables.
27, VIII, 6 h. soir. Noct. peu excitables.
27, VIII, 9 h. soir. Noct. très excitables.
28, VIII, 6 h. matin. Noct. assez peu excitables.
28, VIII, 9 h. soir. Noct. excitables.
29, VIII, 8 h. matin. Noct. absolument inexcitables.
29, VIII, 10 h. soir. Noct. excitables.
30, VIII, 9 h. matin. Noct. absolument inexcitables.
30, VIII, 2 h. soir. Noct. excitables.
31, VIII, 8 h. matin. Noct. absolument inexcitables.

*
* *

Expérience β. — Noctiluques pêchées le 23, VIII, 1891 à 6 h. du soir et maintenues à l'obscurité continue.

23, VIII, 8 h. soir. Noct. très excitables.
24, VIII, 8 h. matin. Noct. peu excitables.
24, VIII, 9 h. soir. Noct. très excitables.
25, VIII, 9 h. matin. Noct. inexcitables.
25, VIII, 9 h. soir. Noct. très excitables.
26, VIII, midi. Noct. très peu excitables.
26, VIII, minuit. Noct. très excitables.
27, VIII, 9 h. matin. Noct. absolument inexcitables.
27, VIII, 6 h. soir. Id.
27, VIII, 9 h. soir. Noct. très excitables.
28, VIII, 6 h. matin. Noct. inexcitables.
28, VIII, 9 h. soir. Noct. excitables.
29, VIII, 8 h. matin. Noct. inexcitables.

*
* *

Expérience γ. — Noctiluques pêchées le 25, VIII, 1891, à 6 h. soir, et placées à la lumière constante.

25, VIII, 8 h. soir. Noct. très excitables.
26, VIII, midi. Noct. inexcitables.
26, VIII, minuit. Noct. très excitables.
27, VIII, 9 h. matin. Noct. très peu excitables.
27, VIII, 6 h. soir. Id.
27, VIII, 9 h. soir. Noct. très excitables.
28, VIII, 6 h. matin. Noct. inexcitables.
28, VIII, 9 h. soir. Noct. excitables.
29, VIII, 8 h. matin. Noct. absolument inexcitables
29, VIII, 10 h. soir. Noct. toutes mortes.

*
* *

Nous avons eu l'occasion de répéter l'expérience à obscurité continue, l'été dernier, au laboratoire de Wimereux. Elle a fourni le même résultat.

Quelles que soient les conditions d'éclairement ou d'obscurité dans lesquelles elles se trouvent, les Noctiluques sont donc beaucoup plus excitables pendant la nuit que pendant le jour

C. **Modificateurs chimiques.** — On sait depuis longtemps que l'absence d'oxygène abolit la phosphorescence. Mais il est difficile de décider si le défaut de phosphorescence est dû à l'anesthésie des cellules, ou simplement à ce que l'oxydation organique est devenue impossible. Ce qui tendrait à faire accorder une certaine valeur à la dernière opinion, c'est qu'en l'absence d'oxygène, les Bactéries lumineuses cessent également de briller ; or, rien ne permet de présumer que chez les Bactéries l'émission de lumière soit comme chez les Noctiluques, une réaction à une excitation extérieure.

Nous avons déjà indiqué plus haut un grand nombre de substances qui provoquent l'anesthésie des Cystoflagellates. Tantôt

l'anesthésie s'établit d'emblée (alcool méthylique et paraldéhyde), tantôt elle est précédée d'un stade d'excitation, ce qui est le cas le plus général.

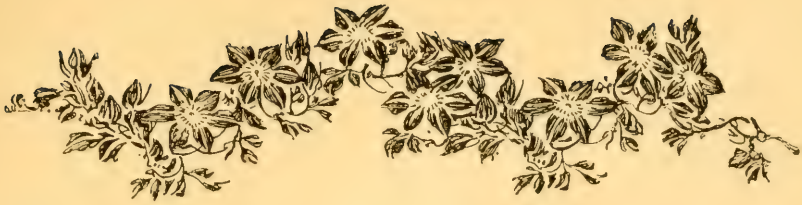
Enfin, l'amylène et le bromure d'éthyle donnent lieu à de l'hypéresthésie.

*
* *

Résumé. — Les Noctiluques réagissent vis-à-vis des excitants extérieurs par l'émission de lumière. Ces excitants sont la déformation du corps, les variations brusques de la concentration et de la température et un grand nombre de substances chimiques. L'irritabilité de ces organismes varie sous l'influence des conditions extérieures : température, lumière, etc. Leur faculté de réagir sous l'influence de la secousse disparaît rapidement lorsque l'agitation se prolonge (fatigue) Lorsqu'ils sont placés dans des conditions d'obscurité ou d'éclairement continus, ils restent pourtant plus excitables pendant la nuit que pendant la journée (mémoire). Enfin, il est facile de les anesthésier complètement par certaines vapeurs.

En somme, l'irritabilité de la Noctiluque a beaucoup d'analogie avec celle de la Sensitive ; la différence essentielle réside dans le mode de réaction : la Noctiluque émet de la lumière, la Sensitive exécute un mouvement.

Bruxelles, 25 décembre 1892.



RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES SUR LES PLANTES VERTES PARASITES

PAR

GASTON BONNIER.

I. — INTRODUCTION.

A.-P. de Candolle et les physiologistes de son temps admettaient que les Phanérogames parasites pouvaient être classées en deux groupes distincts au point de vue de leur nutrition : 1° les végétaux qui sont implantés sur les tiges ou les branches aériennes et qui ont de la chlorophylle dans leurs feuilles ; 2° ceux qui sont implantés sur les tiges souterraines ou sur les racines et sont dépourvus de matière verte, leurs feuilles étant réduites à des écailles.

Avant 1847 cette sorte de loi ne connaissait pas d'exception en ce qui concerne les plantes vertes et deux plantes exotiques (*Apodanthes* et *Pilostyles*) étaient les seules Phanérogames parasites sans chlorophylle qu'on ait observées sur les organes aériens.

C'est en cette année 1847 que W. Mitten (1) a signalé la première exception présentée par les végétaux verts et a montré qu'une plante

(1) London Journal of Botany, 1847, p. 146.

très répandue, le *Thesium*, pouvait avoir des feuilles vertes et être en même temps parasite sur des racines vivantes. MITTEN en découvre les curieux suçoirs qu'il décrit et figure dans leurs traits essentiels.

Quelques mois après, DECAISNE (1) publiait un mémoire de moins de trois pages où il démontre le parasitisme de tout un groupe de Scrofularinées, les Rhinanthacées qui, comme on le sait, ont toutes des feuilles vertes normalement développées.

C'est par des expériences de culture que DECAISNE a été mis sur la voie de cette découverte. Il dit, en effet :

« Voulant introduire le *Melampyrum arvense* comme plante d'ornement dans les parterres, j'en fis, à diverses reprises, de nombreux semis, que je voyais dépérir tous peu de jours après leur germination, sans pouvoir me rendre compte de cet insuccès.

» Les Pédiculaires, les Euphraises sont dans le même cas. Arrachées avec soin dans la campagne et transportées avec toutes les précautions possibles dans nos jardins, ces plantes s'y dessèchent complètement ; en quelques heures, elles noircissent et deviennent tellement friables qu'elles paraissent avoir été soumises à l'action du feu. »

C'est à la suite de ces faits que DECAISNE a mis en évidence la présence de suçoirs chez les *Melampyrum*, les *Odontites*, les *Pedicularis*, etc., fixés sur les racines de graminées, d'arbustes ou de diverses plantes ; M. A. CHATIN (2) a publié plus tard une description anatomique de ces suçoirs.

De nombreux botanistes discutèrent, à cette époque, sur le parasitisme des Rhinanthacées et des expériences de culture avaient donné des résultats contradictoires. M. PITRA (3) admettait le parasitisme de ces plantes, mais il fit voir le premier qu'elles peuvent vivre indépendamment pendant un stade plus ou moins long de leur évolution.

En regardant les choses de plus près, M. LECLERC DU SABLON (4)

(1) *Sur le parasitisme des Rhinanthacees* (Ann. Sc. nat. Bot., 3e série, t. VIII, p. 5).

(2) *Anatomie comparée des végétaux* (*Plantes parasites*). Paris, 1856, p. 137.

(3) *Ueber die Anheftungweise einiger Parasiten an ihre Nährpflantzen* (Botanische Zeitung, 1861).

(4) Bull. Soc. Bot. de France, 22 avril 1887, et Ann. Sc. nat. Bot., 7e série, t. VI, p. 90.

a même vu qu'en certains cas tous les suçoirs de ces plantes ne sont pas forcément fixés sur une plante vivante et que parfois certains individus de *Melampyrum arvense* pouvaient se nourrir aux dépens de morceaux de bois en décomposition ou de parcelles d'humus. Cette dernière observation fait prévoir qu'il doit y avoir tous les intermédiaires, chez les Phanérogames verts parasites, entre le parasitisme complet et le saprophytisme.

Ainsi donc, c'est la culture et l'étude morphologique qui ont permis de mettre en évidence tous ces faits intéressants ; mais le point de vue physiologique a été laissé de côté dans l'étude de ces phénomènes. Or, si DE SAUSSURE ou, plus tard, BOUSSINGAULT par exemple, avaient pris pour exemples dans leurs recherches sur les échanges gazeux ces plantes à chlorophylle, ils auraient pu découvrir leur parasitisme.

C'est ce que je me propose de faire voir dans ce travail, en montrant que, physiologiquement aussi, on trouve chez les plantes parasites à chlorophylle tous les intermédiaires entre un végétal qui dépend toujours très étroitement de son hôte et un végétal qui peut presque s'en rendre indépendant.

J'ai cherché à comparer, par plusieurs méthodes, l'assimilation de la plante parasite avec celle de plantes non parasite de la même famille ou avec celle de l'hôte sur lequel elle est fixée.

Mes recherches ont porté sur les *Euphrasia officinalis*, *Rhinanthus Crista-galli*, *Bartsia alpina*, *Melampyrum silvaticum*, *M. pratense*, *Pedicularis silvatica*, *Thesium humifusum*, *T. pratense* et *Viscum album*. J'exposerai d'abord les résultats relatifs à celles de ces plantes qui assimilent le moins ; je parlerai ensuite de celles dont le parasitisme est incomplet et je terminerai par les plantes qui peuvent, soit se rendre presque indépendantes, soit former avec l'hôte une sorte de symbiose.

Toutes ces expériences ont été faites à Cadéac (Hautes-Pyrénées) dans le petit laboratoire que j'avais pu installer à l'établissement thermal, grâce à l'obligeance de M. FISSE, directeur.

II. — PLANTES DONT LE PARASITISME EST PRESQUE COMPLET.

Certains échantillons de *Rhinanthus Crista-galli*, dont les feuilles sont d'un vert jaunâtre, et tous les échantillons de *Bartsia alpina*

sur lesquels j'ai opéré ont une assimilation très faible et qui ne l'emporte sur la respiration de ces plantes qu'à condition que la lumière soit intense et que la température ne soit pas trop élevée. Dans les conditions les plus favorables où j'ai opéré, cette assimilation n'était en moyenne qu'un douzième, à égalité de surface, de celle du *Veronica Chamædrys* récolté au même endroit.

Quelques individus des espèces précédentes, et toutes les plantes des diverses formes d'*Euphrasia* que j'ai pu examiner, ayant d'ailleurs des feuilles parfaitement vertes ne m'ont jamais fourni de dégagement à la lumière quel que soit l'éclairement. L'assimilation chlorophyllienne n'était cependant pas nulle chez ces dernières plantes, car la lumière y faisait varier la valeur du rapport des gaz échangés ; mais l'assimilation dans les cas que j'ai examinés était masquée par la respiration. Je citerai les expériences suivantes :

Série d'expériences N° 1. — Des tiges feuillées d'*Euphrasia officinalis*, venant d'être cueillies, pesant 0 gr. 80, ont été placées à l'obscurité dans 12 cc. d'air à 5 h. 30 m. du soir à la température de 22°, le 2 septembre.

Des tiges feuillées de *Veronica arvensis* venant d'être cueillies et ayant le même poids ont été placées dans les mêmes conditions, à la même heure.

Le lendemain, 3 septembre, à 9 h. du matin, une prise de gaz faite dans chacune des éprouvettes a été faite et les analyses ont montré que tout l'oxygène avait été consommé. L'éprouvette à *Euphrasia* contenait 21 % d'acide carbonique ; l'éprouvette à *Veronica* 22 % d'acide carbonique.

Dans ces conditions, on a exposé les deux éprouvettes au soleil, à 9 h. 27 m. du matin. La température dans l'intérieur des éprouvettes a varié de 30 à 35°. On a retiré les éprouvettes à midi, le même jour. On a trouvé pour les échanges gazeux :

Euphrasia officinalis ..... $\begin{cases} + \text{O} & = 0 \\ - \text{CO}^2 & = 0 \end{cases}$

Veronica arvensis ..... $\begin{cases} + \text{O} & = 22{,}0\ (1) \\ - \text{CO}^2 & = 20{,}5 \end{cases}$

(1) 22,0 veut dire 22,0 pour cent en volume, la proportion du gaz étant ramenée au volume primitif ; le signe + indique un gaz dégagé ; le signe — un gaz absorbé.

Les deux éprouvettes étant remises au soleil, pendant l'après-midi de la première journée, dans de l'air contenant 5 % d'acide carbonique, l'*Euphrasia* est devenue d'un jaune noirâtre et l'on voyait perler de petites gouttelettes huileuses sur ses feuilles ; la plante mourait et en enlevant l'éprouvette du mercure on y sentait une odeur d'alcool caractéristique.

Le *Veronica*, au contraire, placé dans les mêmes conditions, a gardé ses feuilles vertes et a dégagé de l'oxygène en même quantité que des tiges de *Veronica arvensis* prises comme témoin, mais n'ayant pas été soumises aux expériences précédentes.

Série d'expériences N° 6. — Le 10 septembre, j'ai mis respectivement dans deux éprouvettes, contenant 17 cc., des tiges feuillées d'*Euphrasia officinalis* et de *Veronica arvensis* de même poids (0 gr. 76). L'air de la première éprouvette renfermait 4,3 % d'acide carbonique ; celui de la seconde 4,1 % d'acide carbonique.

A 10 heures du matin les deux éprouvettes ont été mises pendant dix minutes au soleil ; la température était de 33° dans chacune des éprouvettes.

On a trouvé les échanges gazeux suivants :

Euphrasia officinalis ..... $\left\{ \begin{array}{l} + CO^2 = 2,25 \\ - O \quad = 2,50 \end{array} \right.$

Veronica arvensis ..... $\left\{ \begin{array}{l} + O \quad = 4,5 \\ - CO^2 = 4,3 \end{array} \right.$

Il ne restait plus d'acide carbonique dans cette dernière éprouvette.

Ainsi, tandis que l'*Euphrasia* avait dégagé de l'acide carbonique à la lumière, le *Veronica*, placé exactement dans les mêmes conditions, avait dégagé abondamment de l'oxygène.

Série d'expériences N° 10. — Dans trois éprouvettes jaugeant chacune 18 cc., j'ai placé, le 18 septembre, des feuilles de :

1° *Veronica Chamædrys*,

2° *Bartsia alpina*,

3° *Rhinanthus Crista-galli*, var. *minor*,

venant d'être récoltées, choisies et mesurées de façon à occuper la même surface foliaire et placées de telle sorte que les faces supérieures reçoivent toutes directement les rayons lumineux. Les éprouvettes renfermant les trois lots contenaient : la première 7,1 % d'acide carbonique, la seconde 8,0 % et le troisième 7,5 % de ce même gaz.

L'analyse a donné pour les échanges gazeux, à la suite de cette exposition au soleil :

Veronica Chamædrys	+ O	= 5,6
	— CO^2	= 5,9
Bartsia alpina	+ O	= 0,35
	— CO^2	= 0,40
Rhinanthus Crista-galli	+ O	= 1,05
	— CO^2	= 1,15

On voit que l'assimilation du *Rhinanthus* est très faible par rapport à celle du *Veronica* et celle du *Bartsia* encore moins intense. Des expériences analogues faites avec des exemplaires de *Rhinanthus Crista-galli*, var. *major* et à feuilles normalement jaunâtres ont montré que la respiration l'emportait sur l'assimilation.

Série d'expériences N° 2. — Des pieds entiers d'*Euphrasia officinalis* venant d'être cueillis et pesant ensemble 5 gr. 20 ont été plongés dans 200 cc. d'eau saturée d'acide carbonique à une température de 25°.

Des pieds entiers de *Veronica arvensis*, plus une fraction de tige feuillée complétant le poids de 5 gr. 20, ont été immergés dans les mêmes conditions, à la même température et en même temps, le 4 septembre.

Les deux plantes ainsi plongées dans deux éprouvettes renversées, entièrement pleines d'eau, ont été exposées à un soleil faible à 2 h. 30 m. de l'après-midi.

Jusqu'au soir on n'a pas constaté de dégagement de bulles bien net à la surface des tiges d'*Euphrasia*, tandis que les *Veronica* déga-

geaient des bulles de gaz dont une petite fraction recueillie a donné par l'analyse 78 % d'oxygène.

Les éprouvettes ayant été laissées à l'obscurité de 6 h. du soir à 9 h. du matin, le 5 septembre, on pouvait noter à cette dernière heure qu'il ne s'était produit aucun changement sensible dans l'éprouvette à *Euphrasia*, tandis que le gaz dégagé la veille et réuni au sommet de l'éprouvette à *Veronica* avait presque totalement disparu.

Série d'expériences N° 11. — Un exemplaire entier d'*Euphrasia officinalis* venant d'être cueilli est placé dans une petite éprouvette et exposé au soleil, la température intérieure de l'éprouvette étant de 25°.

On fait une prise de gaz.

Le volume initial est de 234 divisions ;

Après l'absorption par la potasse il est de 212 divisions.

Après deux heures d'exposition au soleil, on fait une nouvelle prise de gaz.

Le volume initial est de 249 divisions ;

Après l'absorption par la potasse il est de 224 divisions.

Il en résulte que l'*Euphrasia* a dégagé de l'acide carbonique.

L'expérience faite pendant un temps plus long avec un autre exemplaire complet d'*Euphrasia* exposé à la lumière diffuse, à une température de 16°, a donné des résultats analogues.

J'ai dit plus haut que l'action chlorophyllienne n'est pas nulle chez celles des plantes précédentes qui dégagent de l'acide carbonique malgré l'éclairement ; cela résulte des chiffres donnés dans plusieurs des expériences précédentes et aussi de l'expérience suivante :

On peut, en effet, mettre en évidence le double échange simultané des gaz et en particulier le dégagement d'oxygène qui est ensuite réabsorbé par la respiration. On opère dans de l'azote que contient une éprouvette où on a introduit un bâton de phosphore et on y place un échantillon d'*Euphrasia* venant d'être cueilli ; une éprouvette témoin contient de l'azote avec un bâton de phosphore, mais sans plante. Après avoir exposé les deux éprouvettes à la lumière,

on les place à l'obscurité. Le phosphore luit dans la première et non dans la seconde, révélant ainsi la présence d'une petite quantité d'oxygène émise par la plante parasite et soustraite à la respiration par le phosphore.

III. — PLANTES DONT LE PARASITISME EST INCOMPLET

Chez d'autres plantes où les suçoirs sont également très développés et insérés en général sur des végétaux vivants (*Thesium humifusum*, *T. pratense*, *Pedicularis silvatica*, échantillons de *Rhinanthus* dont les feuilles sont d'un vert foncé), on trouve une assimilation plus intense, mais qui n'atteint cependant en moyenne qu'un cinquième de l'assimilation des Véroniques prises pour terme de comparaison. Ces plantes présentent donc le type moyen des parasites à chlorophylle, assimilant le carbone en partie directement par elles-mêmes et puisant pour le reste, à l'aide de leurs suçoirs, les matières assimilées par hôte.

Non seulement la mesure des échanges gazeux, mais la comparaison des variations du poids sec chez l'*Helianthemum vulgare* et le *Thesium humifusum* qui l'envahit, démontrent le résultat général que je viens d'énoncer.

Les *Melampyrum pratense* et *silvaticum* (1) sont des plantes parasites qui semblent ne prendre guère à leur hôte que les substances minérales absorbées par leurs racines. On a vu d'ailleurs plus haut, dans l'introduction, que par l'étude morphologique des suçoirs et par leur position, ce genre est, parmi les Rhinanthacées, l'un de ceux où le parasitisme est le moins prononcé. L'étude physiologique confirme cette observation.

J'ai, en effet, comparé l'assimilation de ces Mélampyres à celles de diverses espèces de Véroniques, j'ai trouvé que, dans les mêmes conditions, les feuilles de Mélampyres assimilent au moins les deux tiers de la quantité d'acide carbonique décomposé par les Véroniques pour la même surface foliaire.

(1) J'ai obtenu aussi des résultats analogues avec le *Melampyrum nemorosum* dans des expériences faites en Dauphiné.

Je citerai entre autres expériences celle dont les résultats sont donnés ci-après :

Série d'expériences N° 3. — Des tiges feuillées du *Melampyrum pratense*, venant d'être cueillies et pesant 0 gr. 70, ont été placées à l'obscurité dans 11 cc. d'air, de 9 h. 30 m. du matin à 1 h. du soir, le 5 septembre, à la température constante de 18°.

Des tiges feuillées de *Veronica arvensis*, venant d'être cueillies et pesant 1 gr. 15, ont été placés dans 11 cc. d'air dans les mêmes conditions et à la même heure.

Après ce séjour à l'obscurité, on constatait comme échanges gazeux de la respiration :

Melampyrum pratense ..... $\begin{cases} + CO^2 = 6,6 \\ - O = 7,0 \end{cases}$

Veronica arvensis ..... $\begin{cases} + CO^2 = 7,25 \\ - O = 7,75 \end{cases}$

Le résultat était sensiblement le même pour la respiration et les deux plantes ont été plongées à 1 h. du soir dans de l'air contenant environ 6 % d'acide carbonique.

A ce moment les deux éprouvettes ont été exposées au soleil pendant quarante minutes, à la température moyenne de 28°.

Après ce séjour à la lumière, on constatait comme échanges gazeux de l'assimilation (plus la respiration) :

Melampyrum pratense ..... $\begin{cases} - CO^2 = 5,75 \\ + O = 5,0 \end{cases}$

Veronica arvensis ..... $\begin{cases} - CO^2 = 6,5 \\ + O = 7,0 \end{cases}$

Remises à l'obscurité, à la même température que précédemment et dans les mêmes conditions, les plantes ont donné sensiblement les mêmes échanges gazeux que plus haut pour la respiration, ce qui

prouve que ni l'une ni l'autre n'avaient été altérées pendant l'expérience.

Série d'expériences N° 7. — Dans deux éprouvettes jaugeant 21 cc., j'ai placé, le 14 septembre :

1° 18 feuilles de *Veronica officinalis*,

2° 11 feuilles de *Melampyrum silvaticum*,

choisies et mesurées de façon que les 11 feuilles de Mélampyre occupassent la même surface que les 18 feuilles de Véronique, et placées de telle sorte que les faces supérieures des feuilles reçoivent toutes directement les rayons lumineux.

Les deux lots étaient mis dans de l'air renfermant, pour la première plante 9,3 % d'acide carbonique ; pour la seconde 9,1 % du même gaz.

Les deux éprouvettes sont mises au soleil de 9 h. 46 à 9 h. 56 du matin. La température étant de 35° dans les éprouvettes.

L'analyse a donné pour les échanges gazeux à la suite de cette exposition au soleil :

Veronica officinalis..... $\begin{cases} + O = 6,5 \\ - CO^2 = 6,3 \end{cases}$

Melampyrum silvaticum..... $\begin{cases} + O = 4,2 \\ - CO^2 = 3,9 \end{cases}$

D'où il résulte dans cette expérience qu'à égalité de surface foliaire, le Mélampyre a assimilé environ les deux tiers de ce qu'assimilait la Véronique.

Série d'expériences N° 5. — Le 8 septembre, à 6 heures du soir, j'ai mis à l'obscurité dans 18 cc. d'air, à la température presque constante de 18°, les tiges feuillées suivantes venant d'être cueillies :

1° 0 gr., 76 de *Melampyrum silvaticum*.

2° 0 gr., 76 d'*Euphrasia officinalis*.

3° 0 gr., 76 de *Veronica agrestis*.

Les éprouvettes ont été laissées deux nuits et un jour à l'obscurité et sensiblement à la même température (température de la cave).

Je les ai retirées le 10 septembre, à 9 heures du matin. On voyait :

1° Le *Melampyrum* dont les feuilles étaient presque complètement jaunies ;

2° L'*Euphrasia* dont les tiges et les feuilles avaient complètement noirci ;

3° Le *Veronica* dont les tiges et les feuilles étaient restées vertes, et dont le volume gazeux avaient notablement augmenté, preuve d'une énergique résistance à l'asphyxie.

Les trois éprouvettes étant remises à la lumière, les prises de gaz successives ont montré que les deux premières continuaient à dégager de l'acide carbonique, tandis que la Véronique dégageait de l'oxygène.

Série d'expériences N° 4. — Des tiges feuillées de *Melampyrum silvaticum*, venant d'être cueillies et pesant 1 gr. 20, ont été placées dans 20 cc. d'air renfermant 22 % d'acide carbonique.

Des tiges feuillées de *Veronica Chamædrys*, de même poids, ont été placées dans les mêmes conditions.

Les deux éprouvettes ont d'abord été exposées à la lumière diffuse très faible, puis, une analyse de gaz ayant été faite sur une petite quantité pour suivre la marche de l'expérience, je les ai placées à une lumière diffuse plus intense, de 4 h. 30 m. à 5 h. 30 m.

J'ai ainsi réussi à réaliser à peu près les conditions où l'assimilation compense la respiration.

On a, en effet, comme résultat de l'analyse des prises faites à 5 h. 30 m. dans les deux éprouvettes, après l'exposition à la lumière diffuse :

Melampyrum silvaticum..... $\begin{cases} + CO^2 = 0,3 \\ - O = 0,2 \end{cases}$

Veronica Chamædrys..... $\begin{cases} + CO^2 = 0,0 \\ - O = 0,0 \end{cases}$

Replacées à l'obscurité dans de l'air pur, les deux plantes ont donné pour le coefficient respiratoire les valeurs normales 0,92 et 0,95.

On peut conclure de là que les deux plantes se comportent de même quand l'assimilation est exactement compensée par la respiration.

IV. — PLANTES FORMANT AVEC L'HÔTE UNE SORTE DE SYMBIOSE.

Dans le cas où une plante parasite à chlorophylle, un Mélampyre, par exemple, assimile beaucoup par elle-même et est en communication avec une autre plante, rien n'autorise à admettre que toujours et dans tous les cas, les substances assimilées passent dans le même sens, c'est-à-dire de l'hôte au parasite.

On supposait autrefois que dans un Lichen le Champignon était parasite de l'Algue ; on sait aujourd'hui que le Lichen est le résultat d'une symbiose. Il n'est pas rare de voir des *Helianthemum* et des *Lotus* en rapport avec des *Thesium*, qui ne présentent aucune différence sensible dans leur développement avec des plantes de la même espèce libres de toute adhérence avec la Santalacée.

Le Gui sur le Pommier, a été cité depuis longtemps par M. Van Tieghem dans son enseignement, comme un cas remarquable de symbiose ; le Pommier nourrirait le Gui pendant l'été et le Gui contribuerait à nourrir le Pommier pendant l'hiver, alors que ce dernier est dépourvu de feuilles.

En été, j'ai trouvé qu'en moyenne, au soleil, par des températures variant de 15 à 30°, et en faisant varier la proportion initiale d'acide carbonique, le Gui n'assimile environ que trois fois moins de carbone que la feuille de Pommier à égalité de surface. J'ai constaté en outre qu'en hiver, dans la couche de tissu vivant de la tige ou des branches, la respiration l'emporte toujours sur l'assimilation.

Voici quelques-unes des expériences faites sur l'assimilation comparée des feuilles :

Série d'expériences N° 8. — Dans deux éprouvettes jaugeant chacune 18 cc., j'ai placé le 15 septembre :

1° 2 feuilles de Pommier ,

2° 11 feuilles 1/3 de Gui,

choisies et mesurées de façon que la surface foliaire soit la même et placées de telle sorte que les faces supérieures des feuilles reçoivent toutes directement les rayons lumineux.

Les deux lots étaient mis dans de l'air renfermant pour la première plante 6,1 % d'acide carbonique, et 6,9 % de ce même gaz pour la seconde.

Les deux éprouvettes sont mises en même temps à 10 heures du matin, au soleil, la température étant de 32° dans chacune des deux éprouvettes.

L'analyse a donné pour les échanges gazeux, à la suite de cette exposition au soleil :

Pommier..... $\left\{ \begin{array}{l} + O = 4,75 \\ - CO^2 = 5,1 \end{array} \right.$

Gui..... $\left\{ \begin{array}{l} + O = 1,50 \\ - CO^2 = 1,65 \end{array} \right.$

Série d'expériences N° 9. — Dans deux éprouvettes jaugeant chacune 18 cc., j'ai placé, le 16 septembre :

1° 2 feuilles de Pommier,

2° 4 paires de feuilles de Gui (plus une fraction de feuille),

choisies et mesurées de façon que la surface foliaire soit la même et placées de telle sorte que les faces supérieures reçoivent toutes directement les rayons lumineux.

Les deux lots étaient mis dans de l'air renfermant pour la première plante 8 % d'acide carbonique, et pour la seconde 7,8 % du même gaz.

Les deux éprouvettes sont mises au soleil à 3 h. 1/2 du soir, pendant 12 minutes ; la température était de 35° dans les éprouvettes.

L'analyse a donné pour les échanges gazeux, à la suite de cette exposition au soleil :

Pommier	+ O	= 6,7
	— CO^2	= 7,0
Gui	+ O	= 2,3
	— CO^2	= 2,4

Donc, à égalité de surface, le Gui a assimilé environ trois fois moins que le Pommier.

Le poids du premier lot était de 1 gr. 09 et celui du second de 2 gr. 40 ; il s'ensuit qu'à égalité de poids le Gui assimile environ six fois moins que le Pommier.

On peut conclure de ces expériences, de celles analogues faites aux divers mois de l'année, à Fontainebleau et à Louye (Eure), et d'autres encore faites sur les variations du poids sec (1), que le Gui assimile pour le Pommier comme le Pommier assimile pour le Gui.

En considérant l'ensemble d'une saison et en faisant abstraction des substances minérales qui passent certainement du Pommier dans le Gui, l'assimilation du carbone, au total, est sensiblement la même de part et d'autre.

V. — EXAMEN ANATOMIQUE DES TISSUS ASSIMILATEURS.

On peut se proposer de chercher si la structure anatomique et la disposition du tissu assimilateur ne peut pas permettre de distinguer, au moins dans la même famille, les plantes vertes parasites de celles qui ne le sont pas. Dans ce but, j'ai fait l'étude anatomique de toutes les feuilles qui ont servi aux expériences précédentes.

Il est vrai que le tissu en palissade pour des plantes recueillies à la même localité est en général beaucoup plus développé chez les diverses espèces de Véroniques, de Scrofulaires et de Linaires, que

(1) Voyez GASTON BONNIER : *Assimilation du Gui comparée à celle du Pommier* (Actes du Congrès de 1889 de la Société botanique de France, fascicule paru en décembre 1891).

chez les *Rhinanthus* et les *Bartsia*, où l'on trouve des lacunes dans toute l'épaisseur de la feuille. Au contraire, chez les *Euphrasia* on observe deux rangées serrées de cellules palissadiques et nous avons vu que les plantes de ce genre sont celles qui assimilent le moins ; elles ont une assimilation spécifique très inférieure à celle des divers *Melampyrum* qui, recueillis au même endroit, ont un tissu assimilateur moins différencié (1). On est donc obligé d'admettre que les différences d'assimilation doivent être fonction d'une autre variable encore, qui serait la nature de la chlorophylle ou les matières surajoutées à la chlorophylle et modifiant son rôle absorbant pour les radiations. Si, en effet, on extrait par l'alcool ou l'éther les substances des feuilles : 1° d'Euphraise, 2° de Véronique, desséchées à l'étuve et pilées dans un mortier, on constate que la lumière décompose plus rapidement la première dissolution que la seconde. Examinées au spectroscope, les deux dissolutions ne donnent pas, d'ailleurs, des bandes d'absorption identiques.

Quant à la structure des feuilles de *Thesium*, elle ne présente rien de très particulier, si ce n'est peut-être que les grains de chlorophylle n'y sont pas extrêmement serrés.

La feuille du Gui offre un parenchyme très homogène de cellules polyédriques sans lacunes, non différenciées et à grains de chlorophylle épars.

En dehors de la question qui fait l'objet de cette étude, il est intéressant de faire remarquer ici quels sont les graves défauts que peut avoir la méthode anatomique lorsqu'on veut en tirer des conclusions physiologiques. Ce serait-là un exemple à citer auquel on pourrait en joindre beaucoup d'autres pour opposer des objections sérieuses à ce que certains auteurs ont appelé « l'anatomie comparée physiologique. » Je ne parle pas, bien entendu, de l'anatomie expérimentale qui consiste à provoquer des changements de structure par le changement de milieu, mais bien de l'anatomie purement descriptive où l'on prétend déduire, sans expériences, la fonction et le rôle des tissus de leur disposition anatomique.

(1) Je n'insisterai pas sur le description anatomique de ces feuilles qu'on trouvera pour la plupart dans le travail de M. Maurice Hovelacque : *Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchees et Utriculariées.* Paris, 1888.

VI. — CONCLUSIONS.

Il résulte des recherches précédentes, que :

1° *Au point de vue des échanges gazeux, les végétaux parasites à chlorophylle présentent tous les intermédiaires entre une plante puisant presque exclusivement le carbone dans l'hôte qu'elle attaque et une plante qui assimile presque exclusivement par elle-même et ne profite guère que des substances minérales puisées par les racines de l'hôte ;*

2° *Dans certains cas, il peut y avoir échange réciproque d'assimilation entre l'hôte et la plante qu'il supporte.*

L'étude seule des échanges gazeux aurait donc pu faire prévoir, sans recherches morphologiques, le parasitisme des Rhinanthacées ou de certaines Santalacées.

Enfin, on peut remarquer qu'il ne faudrait pas toujours conclure de la structure anatomique des tissus à leurs fonctions physiologiques, car, dans le cas actuel, des tissus assimilateurs qui semblent mieux disposés pour la fonction chlorophyllienne que les tissus analogues des espèces voisines correspondent parfois à une assimilation spécifique qui est moindre. La nature du pigment chlorophyllien est certainement aussi à considérer.

Paris, le 31 Janvier 1893.

STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT DES GLANDES SEXUELLES ; OVOGENÈSE, SPERMATOGENÈSE ET FÉCONDATION CHEZ *STYELOPSIS GROSSULARIA*,

PAR

CHARLES JULIN,

Chargé de cours à l'Université de Liège.

Recherches faites sous les auspices de la fondation scientifique ÉLIZABETH THOMPSON.

En raison de leur hermaphrodisme, les Ascidiens offrent un intérêt spécial pour des recherches comparatives sur l'ovogenèse et la spermatogenèse. Or, parmi les Ascidiens, *Styelopsis grossularia* est une Cynthiadée qui se prête particulièrement bien à des études sur le développement des organes et des produits sexuels, parce que l'organisation de ses glandes génitales présente une très grande simplicité.

Dans cette notice j'exposerai très succinctement les faits les plus importants que j'ai observés, dans le cours de recherches entreprises en ces derniers temps : 1° sur la structure des organes génitaux de cette espèce de Cynthiadée ; 2° sur le développement de ces organes ; 3° sur l'ovogenèse et la spermatogenèse ; 4° enfin, sur la fécondation.

Les premières phases de l'ontogenèse des glandes sexuelles étant

très étroitement liées aux phénomènes qui s'accomplissent pendant la première période de l'ovogenèse et de la spermatogenèse, je serai forcé d'exposer simultanément cet ensemble de phénomènes connexes.

La présente notice n'étant qu'une *communication préliminaire* d'un mémoire avec figures et planches, qui paraîtra prochainement dans le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, comme suite à mes *Recherches sur l'Anatomie et l'Embryogénie de* STYELOPSIS GROSSULARIA (1), je me bornerai presque exclusivement ici à mentionner les faits d'une façon succincte, me réservant et de les exposer d'une manière plus détaillée dans le susdit mémoire et de comparer mes résultats non seulement avec ce que d'autres auteurs ont observé sur le même sujet chez d'autres Tuniciers, mais encore avec les phénomènes de même ordre décrits chez d'autres Métazoaires, surtout en ces dernières années.

I. — Structure de l'appareil génital.

1. La masse génitale, chez *Styelopsis grossularia*, est logée dans l'épaisseur de la charpente conjonctivo-musculaire, contre l'épithélium péribranchial, à droite du septum médio-ventral et à peu près parallèlement à lui. Son extrémité antérieure siège vers le milieu de la longueur du corps de l'Ascidie ; son extrémité postérieure correspond, par sa situation, à l'extrémité postérieure du corps de l'animal.

2. La masse génitale se compose, chez l'adulte, d'un tube ovarien et d'un testicule multilobé.

3. Le *tube ovarien* est creux, fermé à son extrémité antérieure. Par son extrémité postérieure il s'ouvre, en un large orifice (*orifice ovarien*), au fond de la chambre incubatrice. La cavité du tube ovarien est aplatie de telle sorte que l'organe présente une paroi superficielle, une paroi profonde et deux bords latéraux.

(1) *Bulletin scientifique*, Tome XXIV, 1892.

La *paroi superficielle* consiste en un épithélium cubique simple. Dans le plan médian de l'organe, chez l'adulte, cet épithélium est vibratile et délimite une gouttière profonde, qui vient se perdre, en arrière, au niveau de l'orifice ovarien. Là, l'épithélium cubique vibratile de la gouttière se continue avec l'épithélium cubique qui délimite l'orifice ovarien.

La *paroi profonde* du tube ovarien consiste : 1° en une assise continue, périphérique, de cellules très aplaties, formant un *épithélium délimitant*, pavimenteux simple, qui se continue avec la paroi superficielle du tube ovarien, le long des bords latéraux de ce dernier, l'épithélium délimitant constituant avec la paroi superficielle du tube ovarien la *paroi propre* de ce dernier ; 2° en un *épithélium germinatif*, appliqué contre l'épithélium délimitant et directement en rapport avec la cavité ovarienne.

L'épithélium germinatif ne règne pas absolument dans toute l'étendue du tube ovarien. Il cesse d'exister en avant de l'extrémité postérieure de ce dernier ; de plus, *il est double*, en ce sens que dans le plan médian de l'organe, la paroi profonde de celui-ci n'est formée que par l'épithélium délimitant.

Les *œufs ovariens* ou, pour employer la terminologie proposée par Boveri (1), les *ovogonies* de l'épithélium germinatif, sont d'autant plus volumineux, d'autant plus développés qu'ils sont plus rapprochés du plan médian du tube ovarien. Cette circonstance, qui est due à ce fait que les ovogonies se forment régulièrement dans l'épithélium germinatif, par poussées successives, de telle sorte que les nouveau-formées apparaissent généralement en dehors (par rapport au plan médian de l'organe) des plus âgées, cette circonstance, dis-je, contribue beaucoup à rendre plus évidente la symétrie bilatérale du tube ovarien.

Les ovogonies avec leurs enveloppes épithéliales de nature folliculeuse font surtout hernie dans le mésenchyme sous-jacent au tube ovarien. Ces *follicules ovariens* finissent par faire saillir l'épithélium péribranchial dans la cavité péribranchiale. Ils sont alors coiffés dans la presque totalité de leur surface par l'épithélium délimitant qui leur forme une gaîne périphérique de cellules plates,

(1) *Ergebnisse der Anat. und Entwickl.* Article *Befruchtung*, p. 386. Wiesbaden, 1892

laquelle, par son origine, est indépendante de la paroi du follicule. Il résulte de ce soulèvement de l'épithélium délimitant que les follicules ovariens semblent rattachés à la paroi profonde du tube ovarien par de courts pédicules épithéliaux formés exclusivement par quelques cellules de l'épithélium délimitant.

Le long des bords latéraux du tube ovarien l'épithélium germinatif renferme çà et là des *cellules germinatives* non différenciées.

4. Le *testicule* chez l'adulte, est une glande formée par un petit nombre (généralement 6) de lobes distincts, d'étendue variable. Le *canal excréteur principal* de chacun de ces lobes s'ouvre dans la cavité péribranchiale par un *orifice excréteur*.

Sur le canal excréteur principal, toujours court, se ramifient latéralement les *canaux excréteurs de second ordre*, plus grêles. Chacun de ceux-ci, enfin, se continue à son extrémité libre, par l'intermédiaire d'un court *renflement infundibuliforme*, avec une *ampoule spermatique*. Les ampoules spermatiques, au nombre de 10 à 20 suivant l'étendue du lobe, sont habituellement disposées, les unes à droite et les autres à gauche du plan médian de la masse génitale.

Chez l'adulte les ampoules sont généralement situées superficiellement par rapport au tube ovarien, ce qui fait qu'à première vue le testicule paraît être plus superficiel que le tube ovarien. L'étude du développement nous démontre le contraire et, chez l'adulte, la preuve de la situation profonde du testicule nous est encore fournie par la position profonde qu'occupent les orifices excréteurs et les canaux excréteurs principaux ainsi que par le trajet des canaux excréteurs de second ordre, qui contournent la paroi profonde, puis le bord latéral du tube ovarien pour se continuer, en dernière analyse, avec les ampoules spermatiques logées dans le mésenchyme sus-jacent au tube ovarien.

Les orifices excréteurs, les canaux excréteurs principaux et ceux de second ordre ont leur paroi formée par un épithélium cubique vibratile, qui se continue, par l'intermédiaire de l'épithélium cubique, non vibratile, constituant la paroi des renflements infundibuliformes, avec l'*épithélium délimitant*, pavimenteux simple, qui forme la *paroi propre* des ampoules spermatiques.

Le contenu des ampoules spermatiques consiste en spermato-

gonies, spermatocytes, spermatides et spermatozoïdes à tout état de développement.

5. Les parois épithéliales des orifices excréteurs et des canaux excréteurs principaux et de second ordre correspondent, dans leur ensemble, à l'épithélium constituant la paroi superficielle du tube ovarien avec sa gouttière ciliée médiane et la paroi de l'orifice ovarien. L'épithélium délimitant des ampoules spermatiques ainsi que la paroi épithéliale des renflements infundibuliformes correspondent à l'épithélium délimitant formant l'assise périphérique de la paroi profonde du tube ovarien. Enfin, le contenu de toutes les ampoules spermatiques correspond à l'épithélium germinatif de l'organe sexuel femelle.

II. — Développement des glandes génitales et formation des cellules sexuelles primordiales.

1er Stade. Ébauche pleine. — Au stade le plus reculé, que j'aie pu observer, de son développement, la masse génitale consiste en un petit amas de cellules, plein et de forme irrégulière. Cette ébauche est située dans la charpente conjonctivo-musculaire en voie de formation, contre l'épithélium péribranchial, en dehors du cœur, à droite de la gouttière hypobranchiale et un peu en arrière du milieu de la longueur du corps de la jeune Ascidie.

Elle est très vraisemblablement d'origine mésoblastique comme les éléments au milieu desquels elle se trouve logée.

Dès ce premier stade, les éléments de cet amas, dont les noyaux se multiplient activement par voie mitosique, sont différenciés : 1° en une *assise périphérique*, continue, de cellules surbaissées et 2° en une *masse centrale* formant un *syncytium*, dont les noyaux diffèrent de ceux des cellules de l'assise périphérique, par leur aspect spécial et par leur volume un peu plus considérable.

En même temps que ces éléments se multiplient, l'ébauche de la masse génitale se transforme en un *cordon plein*, allongé dans le sens de la longueur du corps de l'animal, et dont le diamètre varie beaucoup d'un point à un autre. Cependant ce cordon est généra-

lement plus large à son extrémité antérieure et effilé, au contraire, à son extrémité postérieure. C'est vers le milieu de la longueur que les éléments du cordon montrent la plus grande activité de multiplication. L'ébauche s'accroît à la fois d'arrière en avant et d'avant en arrière. Elle consiste toujours en une assise périphérique de cellules aplaties, enveloppant un syncytium central dont les noyaux sont arrondis et plus volumineux que ceux des cellules de l'assise périphérique.

2e Stade. Formation de la cavité du tube ovarien et origine des cellules sexuelles primordiales. — On ne tarde pas à voir apparaître, vers le milieu de la longueur de l'ébauche, une mince fente transversale, *premier rudiment de la cavité du tube ovarien futur*.

Elle est délimitée : 1° vers la surface du corps de l'Ascidie, par une assise de cellules aplaties, qui lui forment une paroi superficielle, et qui constitue l'ébauche de la *paroi superficielle du tube ovarien* ; 2° vers la profondeur, c'est-à-dire du côté de l'épithélium péribranchial, par une masse cellulaire, formée : a/ *à la périphérie, par une assise de cellules aplaties*, en contact avec l'épithélium péribranchial et en continuité avec l'ébauche de la paroi superficielle du tube ovarien futur, le long des bords latéraux de ce dernier ; b/ par des cellules distinctes, relativement volumineuses et sphériques, *toutes semblables*, groupées en deux assises superpos dont l'une, profonde, représente l'*ébauche de la masse des cellules sexuelles primordiales mâles* (*cellules spermatiques primordiales*), et dont l'autre, plus superficielle et délimitant immédiatement la fente ovarienne, représente l'*ébauche de la masse des cellules sexuelles primordiales femelles* (*ovules primordiaux*). Ce processus de la formation des cellules sexuelles primordiales aux dépens du syncytium central se propage ensuite de proche en proche vers les deux extrémités de la masse génitale.

L'ébauche de la paroi superficielle du tube ovarien ainsi que l'assise de cellules aplaties qui est au contact immédiat de l'épithélium péribranchial dérivent, l'une et l'autre, de l'assise périphérique de cellules aplaties du 1er stade. Pendant la durée du stade qui nous occupe en ce moment, elles sont encore en continuité avec cette assise périphérique dans la partie antérieure et dans la partie postérieure de l'organe.

Par contre, les deux assises superposées de cellules sexuelles primordiales dérivent de la masse syncytiale centrale du 1er stade, avec laquelle elles se continuent d'ailleurs encore en avant et en arrière.

Comme on le voit, *les cellules sexuelles primordiales mâles et femelles, toutes semblables, se différencient, dès le début du développement, aux dépens d'un syncytium unique, dérivant d'un nombre* EXTRÊMEMENT RESTREINT *de cellules mésoblastiques.*

3e STADE. SÉPARATION DU TUBE OVARIEN ET DU TUBE TESTICULAIRE. — L'ébauche de la masse génitale s'allonge ensuite, sans toutefois que son diamètre augmente. En même temps ses contours deviennent plus réguliers : dans son ensemble elle affecte la forme d'un long cylindre, légèrement effilé à ses deux bouts. En même temps aussi les ébauches du testicule et du tube ovarien se séparent nettement l'une de l'autre. Ce processus, dont on peut étudier tous les détails sur un même organe, commence à s'accomplir vers le milieu de la longueur de la masse génitale pour se propager progressivement vers les deux extrémités à la fois.

Voici en résumé comment se réalise cette séparation.

On voit s'engager, entre les deux assises superposées de cellules sexuelles primordiales mâles et femelles, des cellules aplaties qui dérivent de l'épithélium périphérique du stade précédent, et plus spécialement des éléments cellulaires de cet épithélium situés à l'union de l'ébauche de la paroi superficielle du tube ovarien futur avec l'assise périphérique de cellules aplaties de la paroi profonde.

Pendant toute la durée de ce processus, le nombre des cellules sexuelles primordiales mâles et femelles augmente peu ou point : elles acquièrent seulement un volume un peu plus considérable et il en est de même de leurs noyaux, qui sont généralement au stade de repos. Cependant elles se groupent d'une façon spéciale et celà simultanément dans l'ébauche du testicule et dans celle du tube ovarien. Elles semblent s'écarter les unes des autres, tant dans le sens de la longueur que dans le sens de la largeur de l'organe : elles se disposent les unes derrière les autres de façon à former, dans l'ébauche du tube testiculaire comme dans celle du tube ovarien, une série linéaire de chaque côté du plan médian de l'organe.

A la fin de ce processus, la masse génitale consiste, dans la majeure partie de son étendue, en deux tubes épithéliaux superposés dont l'un, superficiel est le *tube ovarien*, tandis que l'autre, profond, est le *tube testiculaire*. Le tube ovarien est un peu plus large que le tube testiculaire, qu'il déborde légèrement à droite et à gauche. *L'un et l'autre présentent la même texture. Ils consistent l'un comme l'autre : 1° en une assise périphérique de cellules aplaties dérivant de l'assise périphérique de cellules aplaties du 1er stade du développement ; 2° en une double série linéaire, discontinue, de cellules sexuelles primordiales (ovules primordiaux ou cellules spermatiques primordiales), volumineuses, isolées les unes des autres à la fois dans le sens de la longueur et dans le sens de la largeur de la masse génitale. Ces cellules proéminent fortement, les unes dans la cavité du tube ovarien, les autres, dans la cavité du tube testiculaire, étant rejetées le long des bords latéraux de ces tubes.*

A la fin du stade qui nous occupe, le nombre des cellules spermatiques primordiales contenues dans le tube testiculaire tout entier est d'environ cent, c'est-à-dire sensiblement le même que celui des ampoules spermatiques de l'Ascidie adulte.

*
* *

A partir de ce stade important je puis décrire séparément la suite du développement du tube ovarien et du tube testiculaire.

Suite du développement du tube ovarien. — Grâce à la multiplication, très probablement par division mitosique, des cellules qui forment sa paroi propre (paroi superficielle et épithélium délimitant), le tube ovarien s'élargit progressivement en même temps qu'il s'allonge d'arrière en avant et d'avant en arrière.

Lorsqu'il a atteint par son extrémité postérieure le fond du sac branchial, son bord latéral gauche, le plus rapproché du plan médian du corps de l'Ascidie, se soude, en un point, avec l'épithélium péribranchial ; puis, en ce point, apparaît une solution

de continuité (*orifice ovarien*), qui fait communiquer la cavité du tube ovarien avec le fond de la cavité péribranchiale (chambre incubatrice future).

Dès ce moment, le tube ovarien affecte les mêmes caractères que chez l'adulte, sauf qu'il est moins large et moins long.

Pendant les dernières phases du développement du tube ovarien, comprises entre le 3e stade décrit et le moment de l'apparition de l'orifice ovarien, l'*épithélium germinatif se forme*, contre l'épithélium délimitant, *aux dépens des ovules primordiaux ; puis, les ovogonies et leurs parois folliculeuses formées commencent à subir les premières transformations caractéristiques de leur période d'accroissement*. Cet ensemble de phénomènes successifs, que manifestent les ovules primordiaux et leurs produits de division, je les décrirai plus loin : ils appartiennent à la deuxième période et au début de la troisième période de l'ovogenèse.

J'insisterai seulement ici sur ce fait que *tous les éléments cellulaires entrant dans la constitution de la paroi propre du tube ovarien (paroi épithéliale superficielle et épithélium délimitant) dérivent de l'épithélium périphérique du 1er stade du développement ; tandis que l'épithélium germinatif tout entier se forme aux dépens des ovules primordiaux, lesquels, je l'ai dit, dérivent d'une partie du syncytium central du 1er stade examiné.*

Suite du développement du tube testiculaire. — Nous avons vu qu'à la fin du 3e stade précédemment décrit, le testicule constitue un tube aplati, interposé entre la paroi profonde du tube ovarien et l'épithélium péribranchial. Il est délimité de toutes parts par une paroi épithéliale propre, formée par des cellules aplaties.

Bientôt les éléments cellulaires de la paroi propre se multiplient et le tube testiculaire s'élargit en même temps qu'il s'allonge, concurremment avec le tube ovarien. Toutefois, tandis que précédemment il avait le même calibre dans toute son étendue, il commence maintenant, dans sa portion moyenne d'abord, à prendre un aspect moniliforme : de légers renflements latéraux, formés presque exclusivement par sa paroi superficielle, sont séparés par des rétrécissements plus ou moins marqués.

Plus tard, deux étranglements, très prononcés, de la paroi propre de l'organe séparent incomplètement sa portion moyenne d'avec

ses portions antérieure et postérieure. Ils tendent donc à subdiviser le testicule en *un lobe antérieur*, en *un lobe moyen* et en *un lobe postérieur*.

Dans le lobe moyen, les renflements latéraux, ébauches des futures ampoules spermatiques, sont bien accusés et se continuent par des rétrécissements avec le restant de la cavité primitive du tube testiculaire. Les deux autres lobes, incomplètement séparés du lobe moyen, ont un aspect plus ou moins moniliforme.

Ce processus continue en s'accusant de plus en plus : finalement le testicule se trouve subdivisé en six lobes distincts, très inégaux, placés les uns en arrière des autres, et encore réunis en un organe unique par des pédicules épithéliaux, très étroits, de la paroi propre. Ces six lobes dérivent-ils, deux par deux, de la division par étranglement de chacun des trois lobes du stade précédent, ou bien l'un ou l'autre de ces derniers fournit-il, par étranglements, plus de deux lobes définitifs de l'organe, c'est ce que je ne puis affirmer avec certitude.

Quoiqu'il en soit, au stade qui nous occupe, chaque lobe se compose nettement de 10 à 20 ampoules spermatiques, chacune d'elles étant rattachée au conduit excréteur principal, devenu très court, par un canal excréteur de second ordre, très grêle. *Le testicule a donc l'aspect d'une glande en grappe multilobée.*

La paroi épithéliale des conduits excréteurs principaux et des conduits de second ordre se développe surtout aux dépens de la paroi épithéliale profonde du tube testiculaire primitif. Par contre, la paroi épithéliale des renflements infundibuliformes et celle (épithélium délimitant) des ampoules spermatiques dérivent de la paroi superficielle du tube testiculaire primitif.

J'ai déjà dit que le nombre total des ampoules spermatiques, qui varie quelque peu d'un individu à un autre, est sensiblement le même que le nombre des cellules spermatiques primordiales, tel qu'il existe à la fin du 3e stade décrit.

Plus tard, la paroi épithéliale profonde du conduit excréteur principal de chaque lobe testiculaire se soude, en un point de son étendue, avec l'épithélium péribranchial. Là se forme ensuite une solution de continuité, l'orifice excréteur du lobe. En même temps, l'épithélium, devenu cubique, de l'orifice excréteur, du conduit excréteur principal et des conduits excréteurs de second ordre devient vibratile.

Dès ce moment le testicule présente la même constitution que chez l'adulte, abstraction faite du volume des ampoules spermatiques.

Dans le cours des transformations subies par le tube testiculaire, et que je viens d'exposer succinctement, c'est-à-dire entre le 3e stade décrit et le moment de l'apparition des orifices excréteurs, les cellules spermatiques primordiales subissent toute une série de modifications successives, que je rattache à la deuxième et à la troisième période de la spermatogenèse. J'y reviendrai ultérieurement.

J'insisterai seulement ici sur ce fait que *tous les éléments cellulaires entrant dans la constitution de la paroi propre du testicule (parois des conduits excréteurs principaux et de second ordre, des renflements infundibuliformes et des ampoules spermatiques) dérivent de l'épithélium périphérique du 1er étade du développement; tandis que le contenu des ampoules spermatiques se forme aux dépens des cellules spermatiques primordiales, lesquelles, je l'ai dit, dérivent d'une partie du syncytium central du 1er stade examiné.*

III. — Ovogenèse et spermatogenèse.

Je distinguerai à l'ovogenèse et à la spermatogenèse *quatre périodes* bien distinctes :

La PREMIÈRE *est la période de formation des cellules sexuelles primordiales (ovules primordiaux et cellules spermatiques primordiales).*

La DEUXIÈME *est la période de multiplication des cellules sexuelles primordiales : elle se termine avec la formation des ovogonies et des spermatogonies.*

La TROISIÈME *est la période d'accroissement des ovogonies et des spermatogonies. Elle comprend : dans la glande femelle, la transformation des ovogonies en ovocytes de 1er ordre* (BOVERI, *ovulomères de* O. HERTWIG); *dans la glande mâle, la transformation*

des spermatogonies en spermatocytes de 1er ordre (Boveri, *spermatomères de* O. Hertwig).

La quatrième *est la période de maturation. Dans l'ovogenèse, elle comprend la formation, aux dépens de l'ovocyte de 1er ordre, des globules ou cellules polaires et de l'œuf mûr; dans la spermatogenèse, la formation de quatre spermatides aux dépens du spermatocyte de 1er ordre.* Il convient d'y rattacher, en outre, la *transformation des spermatides en spermatozoïdes*, qui n'a pas sa correspondante dans l'ovogenèse.

Dans l'ovogenèse, les trois premières périodes s'accomplissent dans l'épithélium germinatif ; la quatrième, dans la cavité du tube ovarien, après la rupture du follicule. Dans la spermatogenèse, les quatre périodes s'accomplissent dans les ampoules spermatiques.

PREMIÈRE PÉRIODE. — FORMATION DES CELLULES SEXUELLES PRIMORDIALES FEMELLES ET MALES (OVULES PRIMORDIAUX ET CELLULES SPERMATIQUES PRIMORDIALES).

Cette période de l'ovogenèse et de la spermatogenèse s'accomplit pendant les trois premiers stades décrits de la formation des organes génitaux.

J'ai dit précédemment que la toute première ébauche de la masse des cellules sexuelles primordiales mâles et femelles se présente sous l'aspect d'un syncytium dont les noyaux se multiplient par division mitosique. *Ce syncytium dérive d'un nombre extrêmement restreint de cellules spéciales, d'origine mésoblastique. C'est exclusivement à ses dépens et sans adjonction ultérieure de nouvelles cellules mésoblastiques, que se forme par division mitosique toute la masse des cellules sexuelles primordiales tant mâles que femelles.*

Parmi les noyaux de ce syncytium, ceux qui sont au repos sont vésiculeux, délimités par une très mince membrane achromatique ; l'espace nucléaire est parcouru par un réseau achromatique très

délicat, en continuité avec la membrane nucléaire et délimitant des mailles très irrégulières, remplies d'une substance achromophile (suc nucléaire) ; la chromatine est dispersée en petits granules ou microsomes. Les noyaux en mitose montrent le fuseau achromatique avec un centrosome à chacun de ses pôles ; l'étoile-mère est formée par *quatre chromosomes primaires.*

Dès que, au 2e stade, apparaît l'ébauche de la cavité du tube ovarien futur, dans la portion de la masse génitale où cette cavité se montre, chaque noyau s'entoure d'un corps protoplasmique distinct, portion séparée du protoplasme du syncytium précédent. *Toutes les cellules, ainsi formées, sont semblables, mais groupées, en deux assises superposées, dont l'une, profonde, consiste en des cellules spermatiques primordiales, tandis que l'autre, superficielle par rapport à la précédente et délimitant immédiatement la fente ovarienne, est formée par des ovules primordiaux. Dès ce stade, il s'accomplit donc, dans une partie de l'étendue de l'ébauche génitale, une séparation des futures cellules spermatiques primordiales et des futurs ovules primordiaux.*

Cette séparation se propage de proche en proche vers les deux extrémités de l'ébauche sexuelle. A la fin du 3e stade, les deux assises de cellules sexuelles primordiales sont complètement séparées l'une de l'autre, par une double rangée de cellules plates, dont j'ai indiqué plus haut l'origine.

J'ai dit précédemment que pendant toute la durée du 3e stade le nombre des cellules sexuelles augmente peu ou point : elles acquièrent seulement un volume un peu plus considérable et leur noyau devient plus volumineux ; il est généralement au stade de repos. Cependant elles se groupent simultanément dans l'ébauche de l'organe génital auquel elles appartiennent. Elles s'écartent les unes des autres et se disposent de telle sorte que le tube testiculaire renferme finalement une double série linéaire de cellules spermatiques primordiales, isolées les unes des autres, et le tube ovarien, une double série linéaire d'ovules primordiaux isolés.

Les cellules sexuelles mâles et femelles ont identiquement la même texture et le même volume à la fin de cette première période de l'ovogenèse et de la spermatogenèse. Elles ont un diamètre de $0^{mm}.01$ à $0^{mm}.012$ environ ; elles sont sphériques ou plus ou moins ovoïdes. Leur *corps protoplasmique*, finement granulé, est relative-

ment mince. Leur *noyau*, volumineux (diam. $0^{mm}.0075$), au stade de repos, présente une très mince *membrane* achromatique, à contour simple et en continuité avec la *charpente achromatique* (linine). Celle-ci forme un réseau irrégulier de filaments très délicats, à larges mailles remplies par le *suc nucléaire*. La *chromatine* est disséminée en petits grains (*microsomes*) sur les travées du réseau achromatique, mais souvent accumulés à la périphérie du noyau, à la face interne de la membrane nucléaire. Enfin, on distingue nettement un petit *nucléole* sphérique, soit appliqué contre la membrane nucléaire, soit excentriquement placé dans l'espace nucléaire. *Ce petit nucléole formé de paranucléine n'est, par son origine, qu'un produit de différenciation de la charpente chromatique. Ces cellules ne montrent jamais de centrosome.*

DEUXIÈME PÉRIODE. — MULTIPLICATION DES CELLULES SEXUELLES PRIMORDIALES : FORMATION DES OVOGONIES ET DES SPERMATOGONIES.

A partir du stade que je viens de faire connaître, j'examinerai séparément ce que deviennent les ovules primordiaux dans le tube ovarien et les cellules spermatiques primordiales, dans le tube testiculaire.

1. *Multiplication des ovules primordiaux ; formation des ovogonies et des cellules folliculeuses primordiales. Épithélium germinatif.* Chaque ovule primordial se divise plusieurs fois de suite par voie mitosique, d'une façon régulière, pour donner naissance à un petit amas de cellules contiguës, qui restent appliquées, à droite ou à gauche du plan médian de l'organe contre l'assise périphérique de cellules aplaties de la paroi profonde du tube ovarien, c'est-à-dire contre l'épithélium délimitant. A chaque mitose on distingue aux deux pôles du fuseau achromatique un centrosome très net et, dans la plaque nucléaire (étoile-mère) quatre chromosomes primaires, qui se divisent ensuite longitudinalement en

huit chromosomes secondaires, Entre deux mitoses consécutives les cellules-filles rentrent au repos et s'accroissent légèrement.

Dès les premières divisions de l'ovule primordial, les *cellules germinatives qui en sont les produits, toutes identiques à leur origine, se différencient en trois espèces d'éléments cellulaires*, que nous pouvons répartir en deux groupes d'après la position qu'ils occupent généralement par rapport au tube ovarien. L'un de ces groupes est *externe* et ses éléments, disséminés le long du bord latéral correspondant du tube ovarien, sont des *cellules germinatives non différenciées*. Ce sont des cellules polyédriques ou arrondies, pourvues d'un corps protoplasmique mince et d'un grand noyau vésiculeux au repos ou à l'une des phases de la division mitosique. L'autre groupe est *interne* par rapport au précédent, c'est-à-dire plus rapproché du plan médian de l'organe. Les cellules du groupe interne sont, dès le début, toutes semblables aux cellules germinatives non différenciées, au repos ; mais bientôt elles se différencient nettement en deux espèces de cellules. Les unes, moins nombreuses, mais plus volumineuses, ont un corps protoplasmique plus clair et un noyau sphérique, plus volumineux et au stade de repos : ce sont les *ovogonies*. Les autres cellules du groupe interne, habituellement au nombre de trois par ovogonie, qu'elles enveloppent incomplètement en se moulant sur elle, restent plus petites, ont un corps protoplasmique plus foncé et un noyau plus ovalaire et plus uniformément chromophile : ce sont les *cellules folliculeuses primordiales*. Trois de ces éléments constituent avec l'ovogonie qu'ils entourent un jeune *follicule ovarien*.

La formation de ces trois espèces d'éléments cellulaires aux dépens d'un même ovule primordial a lieu d'une façon très régulière, que je récapitulerai dans le tableau de la page suivante (Fig. 1).

Comme on le voit, les diverses ovogonies ainsi que leurs parois folliculeuses primordiales se forment par poussées successives aux dépens de cellules germinatives toutes identiques et résultant de la division mitosique des ovules primordiaux. En outre, *les ovogonies ont primitivement la même valeur morphologique que les cellules folliculeuses primordiales et elles se forment de telle sorte qu'aux dépens de quatre cellules germinatives, au début identiques, se constitue un jeune follicule ovarien. Parmi les trois cellules folliculeuses primordiales, l'une, est la sœur de l'ovogonie, et les*

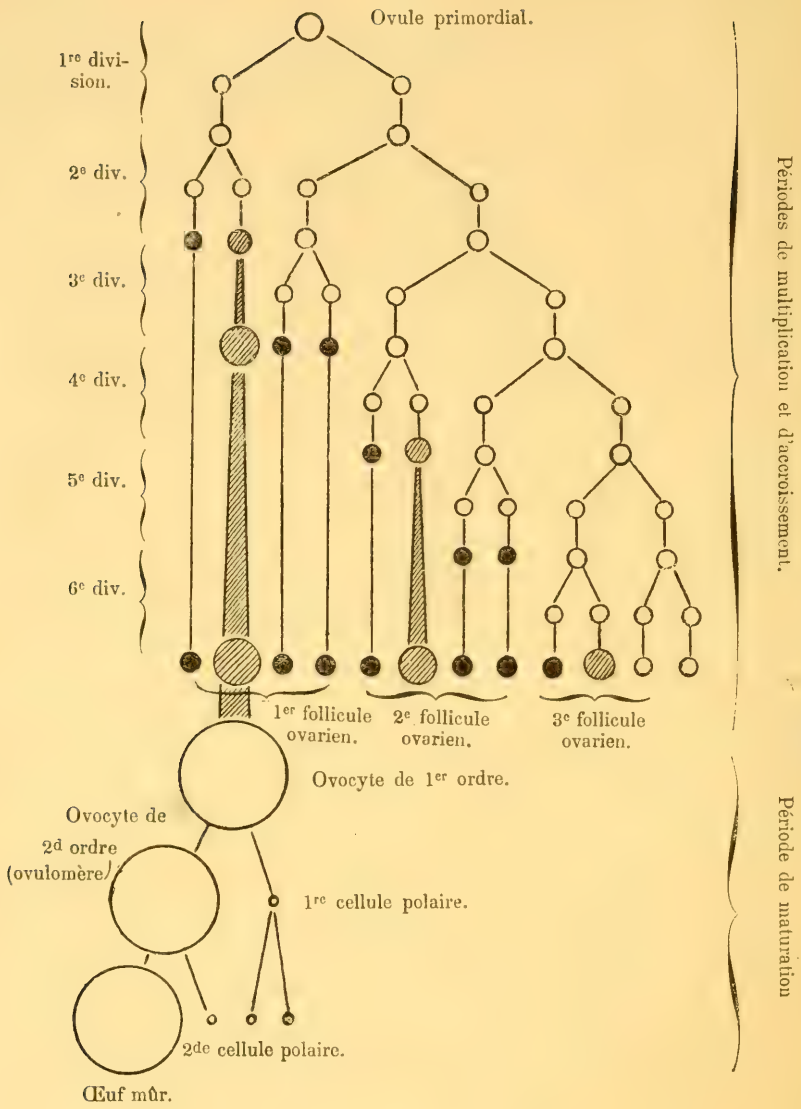


Fig. 1. ○ = Cellule germinative non différenciée.
● = Cellule folliculeuse primordiale.
◍ = Ovogonie.

deux autres sont les deux produits de division d'une cellule germinative cousine de l'ovogonie.

Les ovogonies, et partant les follicules ovariens, provenant d'un même ovule primordial sont généralement d'autant plus développés qu'ils sont plus rapprochés du plan médian de l'organe, parce qu'ils se forment *successivement* de telle sorte que celui d'une génération ou poussée déterminée est généralement plus rapproché de ce plan médian que celui de la poussée suivante.

Lorsque chaque ovule primordial a donné naissance à un amas d'une douzaine de cellules environ, parmi lesquelles 3 ovogonies à trois états différents de leur développement, 7 cellules folliculeuses primordiales et 2 cellules germinatives non encore différenciées, l'*épithélium germinatif*, qui précédemment était discontinu et représenté par autant d'amas cellulaires distincts qu'il y avait antérieurement d'ovules primordiaux d'un même côté du plan médian du tube ovarien, devient continu, de ce côté, par suite de la juxtaposition des éléments de ces divers amas cellulaires.

Son bord interne est alors onduleux et à chaque saillie de cette ligne onduleuse répond une ovogonie de 1re génération, formant avec ses cellules folliculeuses primordiales un follicule ovarien de 1re génération. Le bord externe de l'épithélium germinatif est rectiligne et correspond à l'un des bords latéraux du tube ovarien. Là où elles existent, les cellules germinatives indifférentes sont généralement rejetées vers le bord externe de l'épithélium germinatif. Quant aux follicules ovariens de 2e, 3e, etc. génération, ils occupent : 1° au niveau des saillies du bord interne de l'épithélium germinatif, les espaces compris entre un follicule de 1re génération et le bord externe de cet épithélium ; 2° au niveau des dépressions du bord interne, la majeure partie de la largeur de l'épithélium germinatif.

Dès qu'elle est différenciée, l'ovogonie constitue une cellule sphérique ou ovoïde (diamètre moyen 0,mm0075). Son corps protoplasmique, relativement mince, est clair et très finement granulé. Sa vésicule germinative (diam. moyen 0mm,005), sphérique est relativement volumineuse et au repos. Elle est délimitée par une très mince membrane achromatique, à contour simple ; l'espace nucléaire est parcouru par un réseau très délicat de filaments achromatiques, en continuité avec la membrane nucléaire et délimitant des mailles irrégulières remplies d'un suc nucléaire clair et d'aspect homogène ; la chromatine

est disséminée, sous forme de petits microsomes, le long des travées de la charpente achromatique ; souvent les microsomes sont plus nombreux à la périphérie du noyau, contre la face interne de la membrane. Bientôt on voit apparaître contre cette membrane, mais dans l'espace nucléaire, un petit corpuscule sphérique, que je considère comme un *produit de différenciation de la charpente chromatique* : c'est le *nucléole vrai ;* il donne, par les matières colorantes, les réactions caractéristiques de la paranucléine. Je n'ai jamais pu constater dans ces ovogonies, la présence d'un centrosome.

Par ci par là, dans l'épithélium germinatif on trouve une ovogonie ou une cellule germinative non différenciée, en voie d'atrophie : dans son corps cellulaire siègent des corpuscules de formes irrégulières et avides de matières tinctoriales ; son noyau semble constituer un grumeau de chromatine ; jamais dans une ovogonie en voie d'avortement on ne distingue de nucléole.

2. *Multiplication des cellules spermatiques primordiales et formation des spermatogonies.* J'ai indiqué précédemment quelle est, à la fin du 3e stade de l'ontogenèse de la glande testiculaire, la disposition des cellules spermatiques primordiales. J'ai dit, en outre, que ces éléments ont absolument la même texture et le [illegible] volume que les ovules primordiaux. J'ajouterai qu'ils ad[illegible] spécialement à la paroi superficielle du tube testiculaire.

Après une courte période de repos, les cellules spermatiques primordiales se multiplient très activement par voie mitosique, plusieurs fois de suite. Lors de chaque division mitosique, les deux pôles du fuseau achromatique sont occupés par un centrosome et la plaque nucléaire est formée par quatre chromosomes primaires, qui se divisent ensuite longitudinalement en huit chromosomes secondaires. Entre deux mitoses consécutives, le noyau de chaque cellule-fille revient au repos. Tous les éléments cellulaires, *cellules germinatives*, résultant de ces divisions mitosiques consécutives, sont semblables. Quand elles sont au repos, ce sont de petites cellules sphériques, isolées. Leur corps protoplasmique, d'aspect finement granulé, est mince. Il entoure un noyau vésiculeux, relativement volumineux, délimité par une membrane achromatique à contour simple : on y distingue un petit nucléole, excentriquement placé, un réseau de fins filaments achromatiques, délimi-

tant des mailles irrégulières, remplies de suc nucléaire, et une charpente chromatique formée par des microsomes disséminés, mais souvent plus nombreux à la périphérie du noyau, contre la face interne de la membrane nucléaire. Dans ces cellules au repos, je n'ai jamais pu déceler la présence d'un centrosome.

Ces cellules germinatives mâles sont disséminées, sans ordre apparent, dans toute l'étendue de la cavité du tube testiculaire.

Lorsque les ampoules spermatiques sont nettement marquées, les cellules germinatives, encore isolées les unes des autres, s'accumulent alors exclusivement à leur intérieur. Elles s'y disposent bientôt en *une seule assise de cellules polyédriques*, possédant

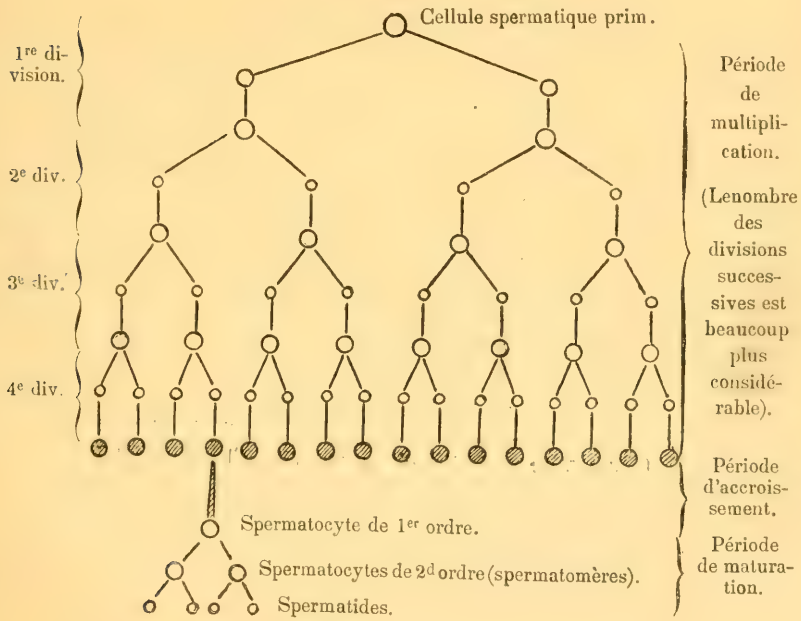


Fig. 2. ○ = Cellule germinative.
◍ = Spermatogonie,

chacune un gros noyau sphérique généralement au repos. Elles sont appliquées contre la face interne de l'épithélium délimitant de l'ampoule et forment la paroi immédiate de la cavité, assez restreinte,

de l'ampoule, laquelle est en continuité avec la cavité d'un canal excréteur de second ordre. Souvent cependant on trouve encore, dans la lumière de l'ampoule, un très petit nombre de cellules germinatives isolées, non encore disposées en épithélium et généralement en mitose ou bien en voie d'atrophie. Ces cellules germinatives mâles en voie d'atrophie offrent les caractères que j'ai décrits précédemment pour les ovogonies ou les cellules germinatives femelles en voie d'avortement.

Si l'on tient compte de ce fait que le nombre des ampoules spermatiques est sensiblement égal à celui des cellules spermatiques primordiales à la fin du troisième stade, il semblerait que toutes les cellules germinatives disposées, au stade qui nous occupe maintenant, en une seule assise épithéliale, dans une même ampoule, dérivent, par divisions mitosiques successives, d'une seule cellule spermatique primordiale. L'ensemble des cellules germinatives d'une même ampoule, et partant l'ensemble des spermatozoïdes auxquels elles donneront naissance, comme je l'indiquerai plus loin, correspondrait donc à l'amas des cellules germinatives, indifférentes et différenciées, qui, à l'ovaire, dérive d'un même ovule primordial.

Les cellules germinatives de l'assise unique de l'ampoule [illegible]-tique se divisent ensuite par voie mitosique et les produits [illegible] division se disposent en *deux assises* superposées de cellu[illegible] germinatives polyédriques, toutes semblables. L'*assise profonde ou basale*, en contact immédiat avec l'épithélium délimitant formant la paroi propre de l'ampoule, reste très longtemps distincte : toutes ses cellules demeurent au repos. Au contraire, les cellules de l'*assise superficielle*, qui délimite immédiatement la cavité de l'ampoule, se divisent activement, sur ces entrefaites, par voie mitosique, et donnent finalement naissance à cinq ou six rangées superposées de petites cellules sphériques, toutes semblables, qui remplissent presque complètement la cavité de l'ampoule spermatique. Ces petites cellules, dernier terme de la division des cellules germinatives issues de la cellule spermatique primordiale, sont des *spermatogonies*. Elles sont sphériques : leur corps protoplasmique est très mince. Leur noyau, relativement volumineux, est au repos; la chromatine, sous forme de microsomes, est souvent accumulée contre la face interne de la membrane nucléaire achromatique ; un

réseau de filaments achromatiques très ténus et en continuité avec la membrane nucléaire sillonne tout l'espace nucléaire; un petit nucléole de paranucléine, qui se forme aux dépens de la chromatine, est excentriquement placé. Enfin, dans ces spermatogonies, je ne suis jamais parvenu à distinguer un centrosome.

J'ajouterai que les cellules de la couche basale peuvent aussi se diviser plus tard, à leur tour, et donner lieu à une nouvelle poussée de spermatogonies. *Les éléments de la couche basale ne sont donc pas des cellules folliculeuses; mais ils correspondent aux cellules germinatives non différenciées qui, à l'ovaire, sont rejetées le long du bord externe de l'épithélium germinatif.*

3. *Différences entre la période de multiplication des ovules primordiaux et celle des cellules spermatiques primordiales.* Les seules différences qui se manifestent, pendant cette période de multiplication, entre les éléments issus des ovules primordiaux et les éléments issus des cellules spermatiques primordiales consistent en ce que : 1° toutes les cellules germinatives provenant, par division mitosique, d'une même cellule spermatique primordiale, continuent à se diviser un certain nombre de fois consécutivement et tous ces produits de division deviennent finalement des spermatogonies, tandis que parmi les cellules germinatives provenant, par mitose, d'un même ovule primordial, il en est qui cessent de se diviser après un très petit nombre de mitoses, pour constituer des ovogonies; 2° les ovules primordiaux donnent lieu à la formation d'ovogonies, de cellules folliculeuses primordiales et de cellules germinatives indifférentes qui, à leur tour, engendrent de nouvelles ovogonies et de nouvelles cellules folliculeuses primordiales, tandis que tous les produits de division des cellules spermatiques primordiales donnent exclusivement naissance à des spermatogonies.

Il en résulte qu'après un certain nombre de mitoses successives les produits d'une même cellule spermatique primordiale sont beaucoup plus nombreux que les produits d'un même ovule primordial. C'est ainsi qu'à la fin de la 6e division, l'ovule primordial n'a donné naissance qu'à 12 cellules parmi lesquelles 3 ovogonies seulement (fig. 1), *tandis que la cellule spermatique primordiale a donné naissance à 64 cellules germi-*

natives, capables de former au moins un nombre égal de spermatogonies (fig. 2). *Rien d'étonnant donc à ce que les spermatogonies soient beaucoup plus petites que les ovogonies. Et pourtant elles ont absolument la même texture.*

TROISIÈME PÉRIODE. — ACCROISSEMENT DES OVOGONIES ET DES SPERMATOGONIES : FORMATION DES OVOCYTES ET DES SPERMATOCYTES DE PREMIER ORDRE.

Pendant toute la durée de cette troisième période, l'ovogonie et la spermatogonie s'accroissent progressivement. Leur noyau augmente d'abord, peu à peu, de diamètre ; cependant il atteint sa complète croissance avant que le corps cellulaire ait atteint sa croissance complète. De plus, pendant les derniers moments de l'accroissement du corps cellulaire, l'élément nucléaire subit des transformations nouvelles, qui constituent des phénomènes de réduction de ses diverses parties constitutives, autres que la chromatine. A la fin de la période d'accroissement, l'ovogonie et la spermatogonie sont respectivement transformées en ovocyte de premier ordre et en spermatocyte de premier ordre.

Nous pouvons donc subdiviser la période d'accroissement en *deux temps*.

Le *premier temps* comprend l'ensemble des phénomènes qui s'accomplissent dans les diverses parties de l'ovogonie et de la spermatogonie, *pendant que la vésicule germinative et le noyau de la spermatogonie s'accroissent*. Le *second temps* comprend les phénomènes qui s'accomplissent dans les diverses parties de l'ovogonie et de la spermatogonie *pendant que la vésicule germinative et le noyau de la spermatogonie subissent leur réduction et se préparent par là à la double division de maturation.*

Je rattacherai, en outre, à chacun des deux temps de la période d'accroissement de l'ovogonie les transformations concomitantes de *sa paroi folliculeuse*. Il serait donc plus exact d'appeler cette période de l'ovogenèse, *période d'accroissement du follicule ovarien.*

Examinons successivement ce que devient le follicule ovarien,

puis la spermatogonie pendant leur période d'accroissement, en subdivisant celle-ci en deux temps.

1. ACCROISSEMENT DU FOLLICULE OVARIEN : FORMATION DE L'OVOCYTE DE PREMIER ORDRE, DES CELLULES DU TESTA, DE LA MEMBRANE OVULAIRE ET DES ÉPITHÉLIUMS FOLLICULEUX INTERNE ET EXTERNE ; RUPTURE DU FOLLICULE.

Premier temps. Accroissement de la vésicule germinative.

J'étudierai successivement les phénomènes qui s'accomplissent pendant ce premier temps de la période d'accroissement du follicule ovarien : *A, dans la vésicule germinative ; B, dans le corps cellulaire de l'ovogonie ; C, dans la paroi folliculeuse primordiale.*

Pendant la durée de ce premier temps de la période d'accroissement, le diamètre de l'ovogonie, qui était de 0^{m},0075, au moment de sa formation, atteint progressivement 0^{mm},15 à 0^{mm},2. Le diamètre de la vésicule germinative qui, au début, était de 0^{mm},005, finit par atteindre 0^{mm},075.

A. Vésicule germinative. J'ai dit plus haut comment se présente la vésicule germinative de l'ovogonie, dès que cette dernière vient de se différencier.

Première étape. Formation des quatre chromosomes primaires.

La *membrane nucléaire*, achromatique, reste simple et en continuité avec les travées du réticulum, à larges mailles remplies de *suc nucléaire*, qui parcourent tout l'espace nucléaire et qui constituent la *charpente achromatique*. Le *nucléole*, qui s'accroît progressivement, est sphérique et très excentriquement placé dans l'espace nucléaire.

La *chromatine*, d'abord disséminée sous la forme de *microsomes*, le long des travées du reticulum achromatique, s'accumule de plus en plus à la périphérie du noyau, contre la face interne de la

membrane nucléaire. Les nombreux microsomes finissent par se réunir en *un cordon chromatique unique et continu*, légèrement sinueux et appliqué contre la membrane nucléaire. Ensuite, ce cordon décrit quatre sinuosités très marquées, à convexité interne ; leurs points de continuité sont en contact avec la membrane nucléaire. C'est là qu'elles se séparent. Il en résulte la formation de *quatre chromosomes*, provenant de la division transversale du cordon chromatique unique et continu. Ces chromosomes, en forme d'anses, sont encore rattachés par leurs bouts à la membrane nucléaire, leur convexité étant dirigée vers le centre de la vésicule germinative. Ils ont l'aspect de *cordons continus de chromatine*.

Deuxième étape. Division longitudinale des quatre chromosomes primaires ; formation et séparation des huit chromosomes secondaires.

Dès que les quatre chromosomes primaires se sont formés, il s'accomplit de nombreuses modifications dans les diverses parties constitutives de la vésicule germinative.

Le *nucléole*, toujours excentriquement placé, s'entoure d'une paroi propre achromatique, en continuité avec la *charpente achromatique*. Celle-ci se différencie nettement en deux zônes ; 1° en une *zone périphérique*, dans l'étendue de laquelle les travées du réticulum restent rares et les mailles très larges ; 2° en une *zone centrale* caractérisée, au contraire, par ce fait que les travées y deviennent très serrées et semblent enchevêtrées les unes dans les autres, tandis que les mailles sont très étroites. La situation du nucléole par rapport à ces deux zones de la charpente achromatique est très caractéristique. Il est placé à la limite entre les deux zones de telle sorte que l'un de ses hémisphères, celui qui est le plus rapproché de la surface de la vésicule germinative, et que j'appelle pour cette raison l'*hémisphère superficiel*, est logé dans la zone périphérique, tandis que l'autre hémisphère, l'*hémisphère profond*, est logé dans la zone centrale de la charpente achromatique. Il en résulte que la paroi propre, achromatique, du nucléole est, dans l'étendue de l'hémisphère superficiel, en continuité avec les travées de la zone périphérique, tandis que, dans l'étendue de l'hémisphère profond,

elle est en continuité avec les travées de la zône centrale de la charpente achromatique. Parmi ces dernières, les unes se continuent avec les travées, moins nombreuses, de la zone périphérique, les autres (et c'est le plus grand nombre) s'insèrent sur la convexité des chromosomes primaires en forme d'anses. Les quatre chromosomes primaires sont encore, au début, adhérents, par leurs bouts, à la membrane nucléaire, tandis que leur convexité se trouve juste à la limite entre la zone centrale et la zone périphérique de la charpente achromatique. Ils sont donc entièrement logés, en ce moment, dans la zone périphérique. De plus, en raison des connexions de leurs convexités avec la zône centrale, les chromosomes sont situés, par rapport au nucléole, de telle sorte qu'ils font défaut dans la portion de la zone périphérique comprise entre la membrane nucléaire et l'hémisphère superficiel du nucléole : les convexités des quatre chromosomes sont ainsi tournées, orientées, vers l'hémisphère profond du nucléole.

En même temps qu'ils ont acquis cette orientation, les *chromosomes primaires*, au lieu de constituer des cordons continus de chromatine, *sont formés par des microsomes chromatiques contigus*. En ce moment l'ovogonie, de forme ovoïde, a son grand axe long de $0^{mm},04$ en moyenne et son petit axe, long de $0^{mm},025$; sa vésicule germinative sphérique a un diamètre de $0^{mm},015$ environ. J'ajouterai que *tant que l'ovogonie reste ovoïde, son grand axe est toujours parallèle à la longueur du tube ovarien.*

Les quatre chromosomes primaires s'engagent ensuite, de plus en plus, à l'intérieur de la zone centrale de la charpente achromatique. Pendant un certain temps ils sont disposés de telle sorte que leurs bouts sont situés juste à la limite entre les deux zones de la charpente achromatique, tandis que la convexité de l'anse que chacun d'eux décrit est orientée vers le centre de l'hémisphère profond du nucléole, c'est-à-dire vers le *pôle profond* de ce dernier. Enfin, chacun des bouts des quatre chromosomes se montre longtemps encore réuni à la membrane nucléaire par un fin filament achromatique distinct, qui traverse la zone périphérique de la charpente achromatique : ces filaments disparaissent plus tard.

Pendant que ces derniers phénomènes s'accomplissent, l'ovogonie, tout en continuant à s'accroître, devient généralement plus sphérique (diam. $0^{mm},075$) ; sa vésicule germinative, augmentée aussi

de diamètre ($0^{mm},03$), reste sphérique et le nucléole, sphérique également et toujours situé comme précédemment, possède un diamètre $0^{mm},01$. En même temps la zone centrale de la charpente achromatique s'est accrûe.

Un autre phénomène important s'est également produit pendant la pénétration progressive des chromosomes à l'intérieur de la zône centrale : *la membrane nucléaire, dont le contour était précédemment simple et que je considère comme une simple différenciation de la charpente achromatique du noyau, acquiert un second contour, externe par rapport au précédent. Ce contour externe,* en continuité avec le réseau protoplasmique du corps cellulaire, *je le considère comme d'origine protoplasmique* : il est aussi achromatique. La texture de la membrane nucléaire est alors la suivante : chacun de ses deux contours constitue, en réalité, non pas une surface continue, mais *un véritable crible, à mailles quadrangulaires très restreintes*, délimitées par de très petites travées ; aux points d'entrecroisement de ces travées se trouvent de très fins microsomes achromatiques. De plus, les microsomes achromatiques du contour interne sont réunis aux microsomes correspondants du contour externe par de très fines *travées unissantes*, achromatiques. Il en résulte donc que, dans son ensemble, la membrane nucléaire forme un treillis très régulier, à mailles cubiques ou parallélipipédiques ; les arètes de ces parallélipipèdes sont occupées par les trabécules et chacun de leurs angles par un microsome achromatique (1).

C'est alors que se prépare un phénomène des plus importants : *la division longitudinale des quatre chromosomes primaires, suivie de la formation et de la séparation des huit chromosomes secondaires.*

Les chromosomes se montrent d'abord de plus en plus nettement composés d'un grand nombre de microsomes chromatiques réunis par une substance beaucoup moins chromophile, peut-être même tout à fait achromophile. En même temps les filaments achromatiques de la zone centrale prennent vis-à-vis des chromosomes une disposition très remarquable. Ils sont très grêles et enchevêtrés les uns dans les autres. Par l'une de ses extrémités, chacun d'eux

(1) Cette texture, la membrane nucléaire la conserve jusqu'au moment de sa disparition, au second temps de la période d'accroissement de l'ovogonie.

semble inséré sur un microsome chromatique d'un des quatre chromosomes primaires. Par l'autre extrémité, les uns aboutissent à la paroi propre de l'hémisphère profond du nucléole, tandis que les autres se continuent avec les filaments achromatiques de la zone périphérique de la charpente achromatique. De cette disposition résulte un aspect semblable à cette forme goupillon, que RUCKERT (1) a décrite récemment chez les Sélaciens. Toutefois, contrairement à ce qu'a vu RUCKERT, le chromosome ne forme que l'axe du goupillon, dont les filaments latéraux sont constitués par les filaments achromatiques de la zône centrale de la charpente achromatique.

Les quatre chromosomes primaires, entièrement logés dans la zone centrale et orientés vers le pôle profond du nucléole, semblent ainsi rattachés par les filaments achromatiques de la zône centrale, d'une part, à la paroi propre de l'hémisphère profond du nucléole et, d'autre part, par l'intermédiaire de la zone périphérique de la charpente achromatique, au contour interne de la membrane nucléaire.

Ces complications sont préalables à la division longitudinale des chromosomes primaires et à la séparation des chromosomes secondaires, qui ne tarde pas à s'effectuer de telle sorte que les deux chromosomes secondaires issus d'un même chromosome primaire sont encore réunis par leurs bouts, alors qu'ils sont déjà détachés dans tout le restant de leur longueur. Ils sont toujours orientés, comme je l'ai dit plus haut, par rapport au pôle profond du nucléole, et il en est de même, plus tard, pour les huit chromosomes secondaires, lorsqu'ils sont nettement séparés les uns des autres et qu'ils sont redevenus des anses chromatiques continues, c'est-à-dire ne montrant plus sur leur trajet des microsomes chromatiques distincts.

Les filaments de la zone centrale de la charpente achromatique jouent donc dans la séparation des huit chromosomes secondaires, un rôle semblable à celui que jouent dans la division mitosique ordinaire, ceux des filaments achromatiques du fuseau de division qui sont tendus entre les centrosomes et les chromosomes. Je pense, en outre, qu'ils interviennent activement dans la division longitudinale des chromosomes primaires.

(1) J. RÜCKERT. Zur Entwickelungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern (*Anat. Anzeiger*. VII Jahrg. n°s 4 et 5, p. 107, 1892).

Tous ces phénomènes s'accomplissent, dans l'ovogonie, sans intervention de centrosomes.

Troisième étape. Torsion et raccourcissement des huit chromosomes secondaires.

Je réunis, dans cette troisième étape, les transformations ultérieures que subissent les diverses parties constitutives de la vésicule germinative, depuis le moment de la séparation des 8 chromosomes secondaires jusqu'à la fin du 1er temps de la période d'accroissement de l'ovogonie.

Pendant la durée de cette étape, l'ovogonie conserve généralement sa forme sphérique et atteint peu à peu un diamètre de $0^{mm},2$; le diamètre de la vésicule germinative devient progressivement de $0^{mm},075$ et celui du nucléole $0^{mm},015$.

a) Membrane nucléaire. La membrane nucléaire reste toujours constituée comme précédemment.

Cependant les filaments achromatiques unissants, tendus entre ses deux contours, semblent ne plus les réunir d'une façon aussi intime : aussi observe-t-on fréquemment leur décollement partiel, artificiellement produit par les réactifs.

De plus, son contour interne devient plus apparent que son contour externe et il se montre généralement à la coupe comme une ligne continue, surtout là où le décollement artificiel s'est effectué.

b) Charpente achromatique. La zone centrale perd progressivement la texture remarquable que j'ai décrite précédemment. Elle se montre d'abord comme une tache très légèrement chromophile, dans l'étendue de laquelle règne un réseau, à mailles très serrées, de filaments achromatiques très ténus.

A la fin du 1er temps de la période d'accroissement de l'ovogonie, dans toute l'étendue de la zone périphérique, le suc nucléaire prend, dans les préparations traitées par l'acide acétique glacial ou par le sublimé acétique et colorées ensuite par les substances carminées, la teinte générale rose-pâle qu'avait, au début de la 3e étape, la zone centrale seule, tandis que, dans la zone centrale, le suc nucléaire

est devenu beaucoup plus pâle, à peine rosé. En outre, tandis que la zone centrale, dans laquelle se trouvent encore logés les chromosomes, a pris généralement un aspect très finement granulé, la zone périphérique est maintenant parcourue par un réseau de filaments achromatiques très ténus, mais beaucoup plus serrés que précédemment.

Les rapports de ces deux zones de la charpente achromatique vis à vis du nucléole sont toujours les mêmes que précédemment, leur aspect seul s'est quelque peu modifié.

c) *Le nucléole,* tout en augmentant progressivement de volume, est toujours sphérique et a conservé tous ses caractères : il présente encore, dans les matières tinctoriales, toutes les réactions de la paranucléine, tandis que sa paroi propre reste entièrement achromophile.

d) Les *huit chromosomes secondaires* subissent de nombreuses transformations, qui ont pour résultat final de réduire notablement leur longueur et de concentrer leur chromatine.

Au début de cette troisième étape, ils conservent leur orientation par rapport au nucléole, leur convexité étant dirigée vers le pôle profond de ce dernier.

Bientôt les deux branches de leur anse se tordent l'une autour de l'autre et en même temps ils reprennent un aspect moniliforme, dû à la réapparition des microsomes chromatiques. Les microsomes chromatiques de l'une moitié (branche) de l'anse se juxtaposent aux microsomes chromatiques correspondants de l'autre moitié, au niveau des renflements ou ventres résultant de la torsion concomitante. Puis, les microsomes juxtaposés semblent se fusionner et le chromosome, dont la longueur s'est réduite de moitié, prend un aspect moniliforme régulier, les grains de ce court chapelet correspondant aux microsomes fusionnés. Enfin, le chromosome redevient ansiforme; en même temps, la plupart des grains de chromatine semblent glisser le long d'un filament achromophile formant la charpente de l'anse, pour venir, en dernière analyse, s'accumuler en un amas de chromatine, volumineux, qui occupe la convexité de l'anse. Sur les deux branches de l'anse, qui sont formées par son axe achromophile, restent cependant parfois disséminés, çà et là, quelques fins grains de chromatine.

Toutefois, bien qu'ils soient encore parfaitement orientés vers le pôle profond du nucléole, les chromosomes secondaires présentent, maintenant, tout à la fin du premier temps de la période d'accroissement de l'ovogonie, *une orientation tout autre que précédemment*. Tandis qu'auparavant la convexité de l'anse qu'ils décrivaient, était tournée vers le pôle profond du nucléole, actuellement *elle est, au contraire, dirigée vers la périphérie de la zone centrale, et ce sont les bouts des anses qui sont dirigés vers le pôle profond du nucléole, autour duquel ils sont disposés en une véritable couronne.*

B. Corps cellulaire. — J'ai dit ailleurs (1) les changements de coloration que subit, pendant toute la période d'accroissement à l'ovaire, le corps cellulaire des ovogonies. Au début transparentes et incolores, au fur et à mesure qu'elles deviennent plus volumineuses, les ovogonies prennent successivement, sur le vivant, une teinte gris-pâle, lilas et ensuite violacée. Puis, elles passent à une teinte orangée et deviennent, enfin, de plus en plus rougeâtres.

Pendant toute la durée du 1er temps de la période d'accroissement, le corps cellulaire conserve un aspect finement granulé, dû très probablement à la présence de très fines granulations vitellines dans les mailles du réseau protoplasmique.

Comme je l'ai déjà dit, je n'ai jamais constaté dans l'ovogonie la présence d'un centrosome.

C. Paroi folliculeuse primordiale. Formation des cellules du testa, de la membrane ovulaire et de l'épithélium folliculeux secondaire. — Indépendamment de l'*épithélium délimitant* qui, comme je l'ai dit plus haut, n'est pas une enveloppe de l'ovogonie, mais bien une partie de la paroi propre du tube ovarien, fixant de plus en plus l'ovogonie, au fur et à mesure qu'elle s'accroît, à la paroi profonde du tube ovarien, l'ovogonie, jusqu'au moment de la division longitudinale de ses 4 chromosomes primaires, n'a qu'un revêtement incomplet de cellules folliculeuses aplaties, qui dérivent, par division mitosique, des 3 cellules folliculeuses

(1) Ch. Julin. Les Ascidiens des côtes du Boulonnais, 1re partie. *Bulletin scient. de la France et de la Belgique*, t. XXIV. Paris, 1892.

primordiales, moulées à sa surface aussitôt après qu'elle s'est formée. Ces petites cellules folliculeuses, qui font primitivement hernie dans le corps de l'ovogonie, à sa surface, continuent à se multiplier par mitose et constituent bientôt un *épithélium folliculeux primaire* continu. C'est une assise de cellules cubiques, qui par leur face profonde sont au contact immédiat avec la surface de l'ovogonie, dans laquelle elles ne font plus hernie, et qui, par leur face superficielle, sont appliquées intimement contre l'épithélium délimitant, pavimenteux simple.

Pendant les derniers moments du 1er temps de la période d'accroissement, les cellules de l'épithélium folliculeux primaire se divisent par voie mitosique et celà de telle sorte que l'axe de leur fuseau de division, est à peu près tangentiel à la surface de l'ovogonie. Ce phénomène s'accomplit presque simultanément dans toute l'étendue de l'épithélium. Lorsque les produits de cette division reviennent au repos, ils se disposent régulièrement en deux assises superposées, en même temps qu'il apparaît entre elles une mince *membrane ovulaire* anhyste. Les cellules de l'assise profonde sont les *cellules du testa*, qui s'engagent isolément dans la couche superficielle du corps cellulaire de l'ovogonie, où elles augmentent bientôt de volume et prennent une texture spéciale. La membrane ovulaire se trouve ainsi intimement accolée à la surface du corps de l'ovogonie. Les cellules de l'assise superficielle se disposent, au contraire, en un épithélium cubique simple, l'*épithélium folliculeux secondaire*. Par sa face profonde, cet épithélium est intimement uni à la membrane ovulaire; par sa face superficielle, il est appliqué contre l'épithélium délimitant de l'ovogonie.

Telles sont les seules enveloppes folliculeuses qui existent au moment où commence le second temps de la période d'accroissement de l'ovogonie. *Elles dérivent*, comme on le voit, *exclusivement des cellules folliculeuses primordiales.*

Second temps. Réduction de la vésicule germinative; formation de l'ovocyte de 1er ordre.

Le second temps de la période d'accroissement de l'ovogonie, ou plus exactement du follicule ovarien, comprend tous les phénomènes

qui s'accomplissent, tant dans la vésicule germinative que dans le corps cellulaire de l'ovogonie et dans ses enveloppes folliculeuses, pendant la réduction de la vésicule germinative, c'est-à-dire depuis le moment où la vésicule germinative a atteint son volume maximum jusqu'au moment où, le follicule se rompant, l'ovogonie devenue ovocyte de 1er ordre, se détache, avec une partie de ses enveloppes folliculeuses, de la paroi profonde du tube ovarien pour tomber dans la cavité de ce tube.

Pendant ce second temps, l'ovogonie continue à croître progressivement : son diamètre finit par atteindre de $0^{mm},35$ à $0^{mm},4$, tandis que le diamètre de la vésicule germinative se réduit peu à peu à $0^{mm},015$ environ.

Ainsi que je l'ai fait pour le 1er temps, j'examinerai successivement les phénomènes qui s'accomplissent : *A, dans la vésicule germinative ; B, dans le corps cellulaire de l'ovogonie ; C, dans les enveloppes folliculeuses.*

A. Vésicule germinative. — *a) Membrane nucléaire.* A la suite de la rupture des filaments achromatiques unissants, tendus précédemment entre les deux contours de la membrane nucléaire, il se produit un décollement naturel de ces deux contours. Ce décollement est accompagné d'un envahissement progressif, de l'espace formé entre les deux contours de la membrane, d'abord par un liquide qui se coagule par l'action des réactifs, puis, par du protoplasme cellulaire très finement granulé. Le liquide provient du corps de l'ovogonie. Il s'immisce, ainsi que le protoplasme, à travers les mailles quadrangulaires du crible constitué par le contour externe de la membrane. Ce contour externe disparaît ensuite ; toutefois pendant quelque temps encore, on distingue nettement la position qu'il occupait, par ce fait que suivant ces limites les granulations vitellines s'arrêtent, comme si elles ne pouvaient passer à travers ce tamis, dont les mailles seraient trop étroites.

Pendant ce temps, l'espace nucléaire se réduit en prenant une forme très irrégulière, déterminée par le ratatinement du contour interne de la membrane, qui est devenu ondulé et qui le délimite exclusivement. Puis, au contact du protoplasme envahisseur, le contour interne de la membrane se résoud lui-même complètement. La membrane nucléaire est alors disparue.

b) *Charpente achromatique.* Au moment où se résorbe le contour interne de la membrane nucléaire, le protoplasme cellulaire envahit, à son tour, la zone périphérique de l'espace nucléaire, dont la zone centrale seule, renfermant les 8 chromosomes secondaires, persiste. Toute la charpente achromatique de la zone périphérique, ainsi que le suc nucléaire qu'elle renfermait dans ses mailles disparaissent dans le protoplasme envahisseur, qui entraîne progressivement des granulations vitellines dans ce qui était précédemment la zone périphérique de l'espace nucléaire. Cependant ces granulations vitellines s'arrêtent à quelque distance de la zone centrale. Cette dernière, qui avec les 8 chromosomes secondaires qu'elle renferme, représente alors tout ce qui persiste de la vésicule germinative, se trouve ainsi entourée de toutes parts par une zone circulaire de protoplasme cellulaire très finement granulé.

c) *Nucléole.* Pendant que le protoplasme envahit l'espace compris entre les deux contours de la membrane nucléaire, le nucléole montre des signes manifestes d'altération. Il devient moins chromophile ; une ou plusieurs vacuoles claires apparaissent à son intérieur ; puis, sa paroi propre, anhyste, se résorbe ; parfois il se fragmente et, lorsque le protoplasme a envahi la zone périphérique de l'espace nucléaire, le nucléole s'y résorbe à son tour et disparaît complètement, *absorbé par le protoplasme.*

d) *Chromosomes.* Sur ces entrefaites, chacun des 8 chromosomes secondaires, dont la chromatine, à la fin du 1er temps de l'accroissement de l'ovogonie, s'était amassée en un gros grain, prend la forme d'un court bâtonnet ou d'une petite anse chromatique, ayant le même calibre dans toute sa longueur. Les 8 chromosomes restent dans la zone centrale de la charpente achromatique, mais *disposés sans ordre apparent.*

B. Corps cellulaire. — Pendant que s'accomplit la réduction de la vésicule germinative, le volume de l'ovogonie s'accroît rapidement par suite de la dilatation brusque que subissent les granulations vitellines qui se transforment en des vésicules ou sphères vitellines de dimensions très variables.

C. Enveloppes folliculeuses. Formation des épithéliums folliculeux externe et interne ; rupture du follicule. — Les cellules de l'épithélium folliculeux secondaire se divisent par voie mitosique et, cette fois encore, l'axe de leur fuseau de division est à peu près tangentiel à la surface de l'ovogonie. Dès que cette division s'est opérée, il existe, entre la membrane ovulaire et l'épithélium délimitant de l'ovogonie, deux assises épithéliales de cellules avec noyaux au repos et séparées l'une de l'autre par une ligne ondulée très régulière. Les cellules des deux assises sont aplaties, sauf, bien entendu, aux points correspondant à la présence de leurs noyaux. Elles sont, de plus, disposées très régulièrement de telle sorte que leurs noyaux alternent : les noyaux des cellules de l'assise profonde correspondent aux limites entre les cellules de l'assise superficielle et réciproquement.

L'assise profonde, constituant l'*épithélium folliculeux interne*, est intimement unie à la membrane ovulaire sous-jacente ; l'assise superficielle, constituant l'*épithélium folliculeux externe* est, au contraire, intimement unie à l'épithélium délimitant sus-jacent, qui peu à peu se convertit en une membrane anhyste. *Abstraction faite de l'épithélium délimitant, devenu membrane délimitante, toutes les enveloppes folliculeuses de l'ovogonie, y compris la couche des cellules du testa, dérivent donc des trois cellules folliculeuses primordiales.*

Lorsqu'à la fin de sa période d'accroissement l'ovogonie, transformée en ovocyte de premier ordre, se détache de l'épithélium germinatif pour tomber dans la cavité du tube ovarien, il se produit simplement un décollement entre l'épithélium folliculeux interne et l'épithélium folliculeux externe, qui reste alors adhérent à la membrane délimitante anhyste (épithélium délimitant). L'ovocyte qui tombe dans la cavité du tube ovarien pour y subir sa maturation, de même que l'œuf fécondé ou l'embryon dans la chambre incubatrice, a pour enveloppes folliculeuses, indépendamment de la couche des cellules du testa, la membrane ovulaire tapissée extérieurement par les cellules, très aplaties, de l'épithélium folliculeux interne.

Quant à l'épithélium folliculeux externe, il reste à l'ovaire, en quelque sorte soudé à la membrane délimitante de l'ovogonie. Plus tard, au niveau du court pédicule qui rattachait primitivement l'épithélium délimitant de l'ovogonie au restant de la paroi profonde

du tube ovarien, il s'accomplit une soudure des cellules aplaties du pédicule, de telle sorte que l'épithélium délimitant du tube ovarien redevient continu. Alors *l'épithélium folliculeux externe et la membrane délimitante de l'ovogonie, logés dans le mésenchyme sous-jacent au tube ovarien, sont résorbés par une* PHAGOCYTOSE *accomplie par les cellules libres du mésenchyme.*

Texture de l'ovocyte de 1er ordre. — A la fin de la période d'accroissement, c'est-à-dire au moment où le follicule vient de se rompre, l'ovocyte de premier ordre et ses enveloppes folliculeuses présentent donc la constitution suivante. L'ovocyte est une volumineuse cellule sphérique ayant un diamètre de $0^{mm},35$ à $0^{mm},4$. Son corps cellulaire est formé par un réseau protoplasmique, logeant dans ses mailles des sphères vitellines de dimensions très variables ; au pourtour immédiat de l'élément nucléaire, le protoplasme est dépourvu de sphères vitellines et il prend un aspect très finement granulé. Son élément nucléaire, reste de la vésicule germinative, très excentriquement placé près de la surface de l'ovocyte, n'est pas nettement délimité par une membrane ; il apparaît comme une petite tache (diam. $0^{mm},015$) claire (suc nucléaire) parcourue soit par un réseau achromatique très délicat, soit par de fines granulations achromatiques, représentant la charpente achromatique de la zone centrale de la vésicule germinative ; dans cette tache sont disséminés, sans ordre apparent, les huit chromosomes secondaires. Les cellules du testa sont logées dans la couche superficielle du corps de l'ovocyte ; elles sont en rapport, par leur face superficielle, avec la membrane ovulaire et sont séparées les unes des autres par des sphères vitellines et surtout par du protoplasme. La membrane ovulaire appliquée contre la surface de l'ovocyte et des cellules du testa est intimement unie, par sa face superficielle, à l'épithélium folliculeux interne, qui constitue la dernière enveloppe du follicule rompu.

*
* *

Quelques considérations générales. — Tout en me réservant de discuter ailleurs tous ces faits dans leurs détails, je ne puis cependant m'empêcher d'indiquer ici les résultats les plus saillants, fournis par cette étude des phénomènes intimes qui s'accomplissent pendant la période d'accroissement de l'ovogonie et sa transformation en ovocyte de premier ordre. Je signalerai particulièrement : 1° L'origine double de la membrane nucléaire ; 2° L'absence de centrosome ; 3° La division longitudinale des quatre chromosomes primaires ; 4° La formation et la séparation des huit chromosomes secondaires ainsi que le rôle joué, dans l'accomplissement de ces phénomènes préalables à la formation du premier fuseau de direction ou de maturation, par la zone centrale de la charpente achromatique de la vésicule germinative : 5° Le mode de réduction (soi-disant disparition) de la vésicule germinative; 6° Enfin, ce fait que le nucléole, qui prend son origine dans la charpente chromatique du noyau de l'ovogonie, semble présider à l'accroissement végétatif (nutrition) de l'ovogonie tout entière. Il préside non seulement aux transformations subies par le corps cellulaire, mais aussi aux modifications de la vésicule germinative. Dès que l'accroissement est terminé, dès que la nutrition de l'ovogonie est achevée et que les phénomènes sexuels vont commencer, le nucléole se résorbe dans le protoplasme cellulaire et disparaît. Il se comporte donc comme le fait le *macronucleus* (noyau végétatif ou de nutrition) *de l'Infusoire cilié destiné à entrer en conjugaison, dont je le tiens pour l'homologue;* tandis que les chromosomes représentent essentiellement la partie sexuelle de la vésicule germinative et se comportent comme le *micronucleus* (noyau sexuel) *du Cilié.* Le nucléole, enfin, représente le *plasma ovogène*, dans le sens donné à cette expression par Weismann.

2. ACCROISSEMENT DE LA SPERMATOGONIE : FORMATION DU SPERMATOCYTE DE PREMIER ORDRE.

Cette période est notablement plus courte que la période correspondante de l'ovogenèse. Les spermatogonies d'ailleurs s'accroissent beaucoup moins que les ovogonies : c'est à peine si leur diamètre finit par atteindre le double de ce qu'il était au début du processus, tandis que nous avons vu qu'à la fin de leur période d'accrois-

sement, les ovogonies ont acquis un diamètre 40 à 50 fois plus considérable que celui qu'elles possédaient au moment de leur différenciation.

Toutes les spermatogonies d'une même ampoule spermatique restent d'abord au repos, pendant un temps très court et elles conservent alors les caractères que j'ai décrits plus haut. Puis, il apparaît dans une même ampoule plusieurs foyers distincts, dans lesquels s'accomplissent simultanément, d'abord tous les phénomènes d'accroissement, puis ceux de maturation.

Je me bornerai, dans ce chapitre, à décrire les phénomènes les plus essentiels de l'accroissement, c'est-à-dire la transformation de la spermatogonie en un spermatocyte de premier ordre.

Comme dans l'ovogenèse, la période d'accroissement de la spermatogonie comprend manifestement deux temps : un premier temps, pendant lequel le noyau de la cellule s'accroît et un deuxième temps, pendant lequel il subit des phénomènes de réduction.

Une observation générale : en raison même de l'exiguité des éléments, tous les détails de structure du noyau sont beaucoup plus difficiles à observer que dans l'ovogenèse.

Premier temps. Accroissement du noyau de la spermatogonie.

J'examinerai successivement ce qui se passe : *A, dans le noyau* et *B, dans le corps cellulaire de la spermatogonie.*

A. Noyau.

Première étape. Formation des quatre chromosomes primaires.

La *membrane nucléaire* reste simple, très délicate et achromatique. Elle est en continuité avec de fins filaments achromatiques, peu nombreux, qui parcourent en tous sens l'espace nucléaire et constituent les travées d'un réseau irrégulier (*charpente achromatique*), dont les mailles sont occupées par le *suc nucléaire*. Le *nucléole* s'accroît progressivement tout en restant très excentriquement placé dans l'espace nucléaire : il s'entoure

d'une paroi propre, achromatique et très mince, en continuité avec les trabécules de la charpente achromatique. Les microsomes de la *charpente chromatique*, primitivement disséminés sans ordre apparent dans l'espace nucléaire, le long des travées de la charpente achromatique, s'accumulent de plus en plus à la périphérie du noyau, contre la membrane nucléaire et finissent par s'unir en un *filament chromatique continu*, sinueux, placé à la périphérie du noyau. Puis, ce filament, entortillé sur lui-même, quitte la périphérie pour venir se placer vers le centre de l'espace nucléaire, au voisinage du nucléole, qui est toujours excentriquement placé. Le filament entortillé est relié, par des filaments de la charpente achromatique, d'une part, à la paroi propre du nucléole, et, d'autre part, à la membrane nucléaire. Il ne tarde pas alors à prendre un aspect qui rappelle la figure ophiuriforme décrite par Hertwig chez l'*Ascaris* (1) : une sorte d'amas chromatique central, d'où partent de très courts prolongements chromatiques périphériques. Cette figure ophiuriforme donne naissance ensuite à *quatre chromosomes primaires*, en forme d'anses, très courts, situés au centre du noyau. Ces chromosomes, maintenant isolés, semblent n'être que le résultat de la séparation complète de quatre éléments, provenant probablement de la division transversale du filament primitif unique, et qui étaient encore enchevêtrés les uns dans les autres au centre de la figure ophiuriforme.

Deuxième étape. Transformation des quatre chromosomes primaires.

La membrane nucléaire, devenue très nette, reste cependant à contour simple. Elle est toujours en continuité avec les travées de la charpente achromatique, qui semblent s'insérer, d'une part, sur les quatre chromosomes primaires et, d'autre part, sur la paroi propre du nucléole.

La charpente achromatique est constituée de la même façon dans toute l'étendue de l'espace nucléaire : *elle n'offre nullement à distinguer deux zones correspondant à celles que l'on voit si nettement dans l'ovogonie.*

(1) O. Hertwig. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden (*Archiv. für Mikr. Anatomie*, t. 36). Bonn, 1890.

Le *nucléole*, encore accrû, est toujours excentriquement placé dans l'espace nucléaire. Les seuls changements que l'on observe concernent les *chromosomes*. Les deux branches d'une même anse chromatique se juxtaposent, puis s'unissent de telle sorte que le chromosome se transforme en un corpuscule allongé, arrondi à l'une de ses extrémités et effilé à l'autre extrémité. Le bord de ce corpuscule se colore plus vivement par les matières tinctoriales que son axe.

B Corps cellulaire. — De même que, pendant toute la durée de ce premier temps de la période d'accroissement, le diamètre du noyau augmente progressivement, de même le diamètre de la spermatogonie elle-même s'accroît. Toutefois le corps cellulaire, accrû cependant, consiste toujours en une mince couche de protoplasme finement granulé.

Second temps. Réduction du noyau de la spermatogonie. Formation du spermatocyte de premier ordre.

A. Noyau. — La *membrane nucléaire* devient de moins en moins nette et ne tarde pas à disparaître, résorbée sans doute dans le protoplasme cellulaire environnant, en même temps que la partie périphérique de la *charpente achromatique*. En même temps, les *quatre chromosomes primaires*, toujours constitués comme à la fin du premier temps de la période d'accroissement, sont disposés sans ordre apparent dans ce qui reste de la charpente achromatique du noyau. Au moment où la membrane nucléaire disparaît, *le nucléole* persiste contrairement à ce qui se passe dans la vésicule germinative et *se transforme en un centrosome très net, qui se divise bientôt en deux*. Les deux centrosomes s'écartent l'un de l'autre et tendent à se placer aux deux pôles d'un même axe.

B. Corps cellulaire. — Pendant ce second temps, de la période d'accroissement, le corps cellulaire de la spermatogonie, toujours formé par un protoplasme finement granulé, a continué à s'accroître.

Texture du spermatocyte de premier ordre. — Le *spermatocyte de premier ordre* est donc une petite cellule sphérique. Son corps protoplasmique est mince et entoure de toutes parts un petit élément nucléaire placé en son milieu. L'élément nucléaire, mal délimité, consiste en une petite sphère claire (suc nucléaire), parcourue souvent encore par un très fin réseau achromatique, reste de la charpente achromatique du noyau de la spermatogonie ; dans cette sphère sont placés, sans ordre apparent, les quatre chromosomes primaires, constituant chacun un corpuscule chromatique allongé, arrondi à l'une de ses extrémités et effilé à l'autre extrémité. A la surface de l'élément nucléaire, dans le protoplasme se trouvent deux centrosomes occupant l'un vis à vis de l'autre une position variable.

*
* *

3. COMPARAISON ENTRE LA PÉRIODE D'ACCROISSEMENT DES OVOGONIES ET CELLE DES SPERMATOGONIES.

Si nous établissons un rapprochement entre les phénomènes qui s'accomplissent dans la spermatogenèse et ceux qui se manifestent dans l'ovogenèse pendant la période d'accroissement, nous constatons :

1° Le centrosome qui a provoqué la formation de la jeune ovogonie ou de la jeune spermatogonie disparaît dès que le noyau est rentré au repos : toutefois mes observations me portent à croire que, chez *Styelopsis*, tandis que le centrosome de la jeune ovogonie se résorbe dans le protoplasme cellulaire, dans la jeune spermatogonie la substance du centrosome rentre à l'intérieur du noyau, avant l'apparition du nucléole vrai, comme cela se passe très probablement dans toute cellule ordinaire qui vient de se former par mitose ;
2° Dans la spermatogonie, la membrane nucléaire reste simple, tandis que dans l'ovogonie, elle acquiert un double contour ;
3° Dans la spermatogonie les quatre chromosomes primaires, résultant sans doute, comme dans l'ovogonie, de la division transversale d'un filament chromatique unique, ne se divisent

pas en huit chromosomes secondaires, contrairement à ce qui arrive, par division longitudinale, dans l'ovogonie. Il en résulte pendant l'accroissement de la spermatogonie, l'absence complète des phénomènes caractéristiques de la deuxième étape de la période d'accroissement de la vésicule germinative, tels qu'ils s'accomplissent dans l'ovogonie ; 4° Cette absence de division longitudinale des quatre chromosomes primaires dans la spermatogonie est probablement en relation directe avec l'absence de différenciation de la charpente achromatique du noyau en une zone centrale et en une zone périphérique, comme cela se passe dans l'ovogonie ; 5° Le raccourcissement des chromosomes primaires pendant la deuxième étape de la période d'accroissement du noyau de la spermatogonie correspond au raccourcissement des chromosomes secondaires, tel qu'il s'accomplit pendant la troisième étape de la période d'accroissement de la vésicule germinative, dans l'ovogonie ; toutefois il est obtenu par un processus en apparence différent ; 6° Enfin, lors de la réduction du noyau de la spermatogonie, la membrane nucléaire et la portion périphérique de l'espace nucléaire seules se résorbent, comme ces éléments le font lors de la réduction de la vésicule germinative dans l'ovogonie. Toutefois, contrairement à ce qui se passe dans l'ovogenèse, le nucléole de la spermatogonie devenue spermatocyte de 1er ordre, après avoir achevé son rôle végétatif, qui consiste à présider à l'accroissement de toutes les parties constitutives de la cellule, persiste en tout ou en partie comme centrosome, élément qui est destiné à jouer un rôle important dans la double divion de maturation, c'est-à-dire dans la formation, aux dépens du spermatocyte de 1er ordre, de quatre spermatides égales.

QUATRIÈME PÉRIODE. — PÉRIODE DE MATURATION.

1. MATURATION DE L'OVOCYTE DE PREMIER ORDRE : FORMATION DES GLOBULES OU CELLULES POLAIRES ET DE L'ŒUF MUR.

Cette période de l'ovogenèse, qui comprend la formation et l'élimination des cellules polaires ainsi que la formation de l'œuf mûr,

s'accomplit très rapidement pendant le passage de l'ovocyte de premier ordre dans la cavité du tube ovarien, depuis le moment de la rupture du follicule jusqu'au moment où l'ovocyte, transformé en œuf mûr, franchit l'orifice ovarien pour arriver dans la chambre incubatrice

Je n'ai malheureusement pour le moment qu'un petit nombre d'observations relativement à ces phénomènes.

Elles suffisent cependant à nous fournir des documents intéressants sur cette période de l'ovogenèse chez les Ascidiens.

Dans l'ovocyte de second ordre que je vais décrire succinctement, la seconde cellule polaire était incomplètement éliminée.

L'ovocyte, à peu près sphérique et recueilli dans la cavité du tube ovarien, non loin de l'orifice ovarien, mesurait $0^{mm},35$ de diamètre. Il était délimité à sa surface par la membrane ovulaire anhyste, à la face externe de laquelle adhérait intimement l'épithélium folliculeux interne. Le corps cellulaire occupait tout l'espace délimité par la membrane ovulaire. Sa couche superficielle, dans laquelle siégeaient, disséminées, les cellules du testa, était presque dépourvue de grosses sphères vitellines et paraissait, par conséquent, plus finement granuleuse. Elle adhérait à la face interne de la membrane ovulaire, sauf en un point où existait une légère dépression de la surface du corps de l'ovocyte. Dans cette dépression, entre la membrane ovulaire et la surface de l'ovocyte, la première cellule polaire était logée et la seconde cellule polaire proéminait.

La *première cellule polaire* constituait un corps sphérique, mesurant $0^{mm},012$ de diamètre. Assez nettement délimitée à sa surface, elle consistait en une substance très finement granulée, presque homogène, au centre de laquelle se tenaient, au sein d'une petite tache de substance plus claire, *quatre courts chromosomes*, encore distincts et de forme irrégulière. Au voisinage immédiat de la première cellule polaire et faisant légèrement hernie à la surface de la dépression mentionnée plus haut, la *seconde cellule polaire* consistait en un petit mamelon ovoïde, assez nettement délimité à sa surface libre par un contour très délicat. Son grand axe était tangentiel à la surface de l'ovocyte et mesurait $0^{mm},01$ de diamètre. Ce corps montrait dans une substance à peu près homogène une tache plus claire contenant *deux courts chromosomes contournés*. Au même niveau, mais logé dans la couche superficielle du corps de l'ovocyte,

siégeait un élément de même forme et de même volume, le *noyau ovulaire* (Eikern, pronucleus femelle). Le noyau ovulaire consistait en une substance claire, dans laquelle se trouvaient aussi *deux chromosomes contournés*. Il était délimité par un très mince contour très finement ponctué et était logé dans une masse hémisphérique, de protoplasme finement granulé, ayant un diamètre de $0^{mm},03$. Cette masse protoplasmique tranchait nettement sur le protoplasme ambiant chargé de sphères vitellines de diverses tailles. Enfin, le noyau ovulaire était encore réuni à la face profonde de la seconde cellule polaire, en partie expulsée, par quelques fins filaments achromatiques unissants, restes, sans doute, du second fuseau de maturation, et qui traversaient perpendiculairement la couche superficielle du corps de l'ovocyte. *Je n'ai pu constater la moindre trace de centrosome ni de radiations protoplasmiques.*

Texture de l'œuf mûr. — J'ai eu, en outre, l'occasion d'étudier un petit nombre d'œufs mûrs, non fécondés, qui venaient de pénétrer dans la chambre incubatrice. Celui que je vais décrire s'y trouvait tout contre l'orifice ovarien.

Il mesurait $0^{m}/_{m},4$ de diamètre. Les *cellules du testa*, qui à la fin de la période de maturation étaient encore engagées, comme je viens de le dire, dans la couche superficielle de l'ovocyte de second ordre, formaient maintenant une assise à peu près continue d'éléments cellulaires, appliqués à la surface de l'œuf par leur face profonde et en contact avec la membrane ovulaire par leur face superficielle. Il n'existait pas encore de *membrane vitelline*.

Le *noyau ovulaire* était logé dans un petit amas sphérique de protoplasme finement granulé ayant $0^{mm},03$ de diamètre, tandis que tout le restant du corps cellulaire de l'œuf renfermait des sphères vitellines de diamètres très divers.

Le noyau ovulaire, *situé à peu près au centre de l'œuf*, était nettement délimité par un mince contour achromatique. Il était à peu près sphérique et son diamètre atteignait $0^{mm},012$. Son contenu consistait en une substance claire (*suc nucléaire*) paraissant tenir en suspension des granulations achromatiques très délicates (*charpente achromatique*). A la périphérie de ce petit noyau, et plus ou moins appliqués contre la face interne du contour achromatique (membrane), se trouvaient *deux chromosomes* très

nets et en forme d'anses sinueuses. *Pas la moindre trace de centrosome ni de radiations protoplasmiques.*

Si je m'en réfère, d'une part, à l'état dans lequel se trouve le noyau de l'ovocyte de premier ordre avec ses huit chromosomes secondaires, à la fin de la période d'accroissement et, d'autre part, aux deux observations que je viens de relater et qui concordent avec ce que l'on sait aujourd'hui de positif concernant la formation et l'élimination des globules polaires chez d'autres métazoaires, je crois pouvoir conclure en ce qui concerne notre Ascidie : 1° que six chromosomes secondaires de l'ovocyte de premier ordre sont éliminés dans les cellules polaires, qui sont au nombre de deux ; 2° que dans la première cellule polaire passent quatre des huit chromosomes secondaires de l'ovocyte de premier ordre, et dans la seconde cellule polaire, deux des quatre chromosomes secondaires restant dans l'ovocyte de second ordre. Rien ne s'oppose, en outre, à nous laisser admettre que cette formation des deux cellules polaires s'accomplit, chez notre Ascidie, comme chez d'autres Métazoaires, par une double division, très inégale (bourgeonnement), de l'ovocyte de premier ordre, sans phase de repos intermédiaire et constituant plutôt un moyen de répartition égale des chromosomes secondaires de l'ovocyte de premier ordre dans trois (virtuellement quatre) éléments cellulaires, dont un seul, l'œuf mûr, est très volumineux, riche en deutoplasme et apte à être fécondé.

J'ajouterai qu'en raison de l'absence de centrosome dans l'ovocyte de premier ordre ainsi que dans l'ovocyte de second ordre, à la fin de la formation de la seconde cellule polaire et dans l'œuf mûr, je considère comme très probable que la formation et l'élimination des cellules polaires s'est effectuée sans intervention de centrosomes.

2. MATURATION DU SPERMATOCYTE DE PREMIER ORDRE. FORMATION DES SPERMATOCYTES DE SECOND ORDRE ET DES SPERMATIDES. TRANSFORMATION DE LA SPERMATIDE EN SPERMATOZOIDE.

Les quatre chromosomes primaires, affectant toujours la forme de corps allongés, arrondis à l'une des extrémités et effilés à l'autre extrémité, se disposent en deux groupes, placés en regard l'un de

l'autre, dans l'axe du spermatocyte de premier ordre passant par les deux centrosomes, qui occupent maintenant les deux pôles d'un même axe.

Dans chaque groupe les deux chromosomes sont parallèles et chacun d'eux a son extrémité effilée dirigée vers le centrosome correspondant, tandis que par son extrémité arrondie il est à peu près juxtaposé à l'extrémité arrondie du chromosome correspondant de l'autre groupe, suivant un plan équatorial perpendiculaire à l'axe passant par les deux centrosomes.

Ces éléments siègent dans un petit amas d'une substance claire, consistant probablement en suc nucléaire, et occupant le centre du spermatocyte. Je n'ai pu déceler la présence d'un fuseau achromatique de division.

A la suite de la division du corps cellulaire du spermatocyte de premier ordre, suivant un plan équatorial perpendiculaire à l'axe passant par les deux centrosomes, chacun des deux groupes de deux chromosomes passe, avec le centrosome correspondant et la moitié de la masse claire qui l'entourait dans le corps cellulaire d'un *spermatocyte de second ordre.*

Puis, immédiatement, sans phase de repos intermédiaire, les deux chromosomes d'un même spermatocyte de second ordre pivotent sur eux-mêmes suivant un angle de 90°, en même temps que deux petits corpuscules, résultant de la division du centrosome du spermatocyte de second ordre, s'écartent l'un de l'autre pour se placer aux deux pôles d'un même axe, perpendiculaire à celui qui unissait les deux centrosomes du spermatocyte de premier ordre.

Les deux chromosomes, toujours logés dans le petit amas de substance claire (suc nucléaire), se placent ainsi en regard l'un de l'autre, suivant l'axe du fuseau, au contact par leur extrémité arrondie, leur extrémité effilée étant, au contraire, tournée vers le centrosome correspondant. Puis, la division du corps cellulaire du spermatocyte de second ordre s'effectue et chacun des deux chromosomes de cette cellule passe, avec le centrosome correspondant et le petit amas de substance claire qui l'entoure, dans l'une des deux cellules-filles, égales, du spermatocyte de second ordre, c'est-à-dire dans une *spermatide.*

Par ce processus, le spermatocyte de premier ordre s'est divisé en quatre spermatides égales, renfermant chacune un chromo-

some primaire entouré de substance claire, ainsi que l'un des deux centrosomes du spermatocyte de second ordre.

Transformation de la spermatide en spermatozoïde. — Cette étude je l'ai faite, d'une part sur le vivant et, d'autre part, comme les recherches précédentes, sur des matériaux traités par les liquides de FLEMMING et de HERMANN, et colorés successivement par la safranine, le violet de gentiane et l'orange.

Cette phase de la vie de la cellule sexuelle mâle a pour but de transformer la spermatide en un élément cellulaire motile capable d'aller féconder l'œuf mûr; elle a aussi pour but d'engendrer un centrosome actif (spermocentre), capable de déterminer ultérieurement la division du corps cellulaire de l'œuf fécondé. Cette phase de la vie de la cellule sexuelle mâle n'a naturellement pas sa correspondante dans le développement de l'œuf. Elle doit, me semble-t-il, être cependant rattachée à la période de maturation.

La spermatide, isolée et sphérique, subit bientôt des changements importants. D'abord la petite masse de substance claire, que je considère comme du suc nucléaire, se sépare nettement du protoplasme par une très mince membrane achromatique. En même temps, on voit apparaître dans ce noyau, devenu sphérique et vésiculeux, une charpente achromatique formée par un réticulum très délicat, en continuité avec la mince membrane nucléaire.

Le chromosome se désagrège en un grand nombre de microsomes chromatiques très ténus, disséminés, sans ordre apparent, dans l'espace nucléaire. Après l'action du liquide de FLEMMING et des trois matières colorantes sus-indiquées, la chromatine prend une coloration d'un violet très net. En ce moment, il est impossible de déceler la présence d'un centrosome, ni dans le mince corps protoplasmique qui enveloppe le noyau, ni dans ce noyau lui-même : le centrosome de la spermatide a disparu très probablement après s'être résorbé dans le protoplasme cellulaire.

Plus tard, les microsomes chromatiques s'accumulent progressivement à la périphérie du noyau, toujours sphérique, contre la face interne de la membrane nucléaire.

A partir de ce moment, la spermatide, de sphérique qu'elle était, devient fusiforme. Toutefois l'une des extrémités du fuseau est plus effilée que l'autre : c'est la *première ébauche du filament caudal.*

Alors le noyau prend peu à peu la forme d'un croissant, en même temps qu'il se colore très uniformément en brun foncé par l'action des réactifs indiqués. Bientôt, tandis que la spermatide continue à s'effiler et que son noyau prend de plus en plus la forme d'un croissant, *on distingue nettement*, DANS LE NOYAU, *contre la membrane nucléaire, l'apparition d'un petit corpuscule, très réfringent sur le vivant et qui se colore en rouge-brunâtre pâle par les réactifs mentionnés ; en même temps, la coloration uniforme du restant de la substance colorable du noyau redevient nettement violette.*

Il semble donc qu'il s'est opéré pendant que la spermatide subissait ces premières modifications dans sa forme, des changements importants dans la composition chimique de son noyau, changements qui se manifestent par des réactions caractéristiques. Il semble que la chromatine ou nucléine (réaction violette) se transforme partiellement en une substance (paranucléine) qui se trouve d'abord mélangée à la nucléine (d'où la réaction brun-foncé), et qu'ensuite cette substance (paranucléine) formée se sépare complètement de la nucléine pour se fixer exclusivement dans le corpuscule mentionné, qui se colore alors en rouge-brunâtre pâle.

La face convexe du croissant nucléaire est revêtue par une très mince lamelle de protoplasme cellulaire; bientôt on constate que contre sa concavité se trouve appliqué, *à sa surface mais en dehors de lui, le corpuscule rouge sorti de l'espace nucléaire.* Le corpuscule est logé dans une petite masse de protoplasme, qui se continue d'une part, avec la mince couche de protoplasme revêtant la face convexe du noyau et, d'autre part, avec le rudiment de filament caudal. En ce moment on ne distingue plus de membrane nucléaire.

Le filament caudal s'allonge de plus en plus, d'avant en arrière, aux dépens du protoplasme, enmême temps que le noyau s'étirant d'arrière en avant, devient de plus en plus réfringent, de plus en plus homogène et de plus en plus chromophile (violet). Le noyau, toujours revêtu de toutes parts par une mince couche de protoplasme, constitue un long fuseau, dont l'une des extrémités, postérieure, en rapport avec la naissance du filament caudal, est émoussée, arrondie, tandis que l'autre extrémité, antérieure, est effilée et recourbée de telle sorte que dans la concavité de cette

inflexion se trouve une petite gouttelette de protoplasme renfermant le corpuscule rouge.

Le noyau très allongé, occupe l'axe de la tête du spermatozoïde et est revêtu par une très mince couche de protoplasme, qui se continue : en arrière, avec le filament caudal ; en avant, avec la petite gouttelette de protoplasme englobant le corpuscule. Finalement l'extrémité antérieure de la tête se redresse, en même temps que l'extrémité antérieure, effilée du noyau. En ce moment, la gouttelette de protoplasme a disparu, en se répandant dans la queue et dans le revêtement protoplasmique de la tête, et le corpuscule est situé en avant de l'extrémité antérieure, effilée, du noyau, c'est-à-dire à l'extrémité antérieure de la tête du spermatozoïde.

Sur le vivant, on observe fréquemment que le corpuscule avec la gouttelette de protoplasme qui l'englobe, au lieu de s'appliquer contre l'extrémité antérieure de la tête du spermatozoïde, s'applique latéralement contre le noyau, au voisinage de son extrémité postérieure, c'est-à-dire au voisinage de l'union de la tête avec la queue du spermatozoïde. Dans ce cas, il n'est pas rare d'assister à l'expulsion du corpuscule hors du spermatozoïde. Je considère ces manifestations comme anormales, comme des produits d'altération, dus à l'action prolongée de l'eau de mer sur le spermatozoïde en voie de développement.

Texture du spermatozoïde mûr.

Le spermatozoïde mûr, apte à féconder l'œuf, est donc un long filament, pourvu d'une queue très effilée et très grêle, d'origine protoplasmique ; sa tête, allongée, offre un très mince revêtement protoplasmique enveloppant le noyau, qui est homogène, très chromophile (nucléine), émoussé à son extrémité postérieure et effilé à son extrémité antérieure. Ce revêtement protoplasmique renferme le corpuscule signalé, qu'il applique contre l'extrémité antérieure du noyau.

*
* *

3. COMPARAISON ENTRE LA PÉRIODE DE MATURATION DE L'OVOCYTE ET DU SPERMATOCYTE DE PREMIER ORDRE.

Si nous récapitulons maintenant les faits essentiels caractéristiques de la période de maturation du spermatocyte de premier ordre, nous constatons ce qui suit.

Il s'opère, pendant cette période, une sorte de double division, d'apparence mitosique, du spermatocyte de premier ordre. Mais elle se distingue toutefois d'une double mitose ordinaire : 1° par l'absence d'une phase de repos intermédiaire du noyau ; 2° par l'absence de division longitudinale des chromosomes à chaque mitose ; 3° par l'absence de fuseaux achromatiques de division ; 4° enfin, par un autre mode de répartition des chromosomes, fait sur lequel je reviendrai plus loin. Nous avons plutôt affaire, comme dans la maturation de l'ovocyte de premier ordre, à un mode de répartition égale de la chromatine du spermatocyte de premier ordre, dans quatre éléments cellulaires distincts (spermatides). Il y a cependant à signaler deux caractères distinctifs entre les phénomènes de maturation du spermatocyte et ceux de l'ovocyte.

1° Les quatre spermatides résultant de la double division du spermatocyte de premier ordre sont égales, renferment la même quantité de protoplasme et chacune d'elles se transforme en un spermatozoïde apte à féconder ; tandis que, des produits de la double division de maturation de l'ovocyte de premier ordre, un seul, l'œuf mûr, contient à lui seul presque tout le protoplasme et absolument tout le deutoplasme de l'ovocyte et seul est apte à être fécondé ; les trois autres (première cellule polaire, virtuellement divisée en deux, et seconde cellule polaire) sont extrêmement réduits et destinés à s'atrophier. *Cette différence ne serait-elle pas en relation directe avec la présence ou avec l'absence des centrosomes ?* Nous avons vu, en effet, que la double division de maturation du spermatocyte de premier ordre s'accomplit avec intervention de centrosomes, tandis que vraisemblablement il n'en est pas de même pour la double division de maturation de l'ovocyte de premier ordre. N'y a-t-il là qu'une simple coïncidence ou bien serait-ce une relation de cause à effet, comme je le suppose.

2° Les quatre chromosomes primaires de l'ovogonie se divisent

longitudinalement et les huit chromosomes secondaires se séparent ensuite, pendant la période d'accroissement, tandis que les quatre chromosomes primaires de la spermatogonie ne se divisent à aucun moment de la spermatogenèse. *Il en résulte une différence dans le* NOMBRE *des chromosomes de l'ovocyte et du spermatocyte de premier ordre, ainsi que dans le* NOMBRE *des chromosomes de leurs produits respectifs de division. Néanmoins le noyau ovulaire de l'œuf mûr contient,* EN QUANTITÉ, *un quart de la chromatine de l'ovocyte de premier ordre, tout comme le noyau de la spermatide ou du spermatozoïde contient,* EN QUANTITÉ, *un quart de la chromatine du spermatocyte de premier ordre. Cette quantité de chromatine contenue dans le noyau ovulaire ou dans le noyau de la spermatide est égale à la moitié de celle que contient le noyau d'une cellule ordinaire, chez la même espèce animale, immédiatement après que cette cellule vient de se former par mitose.*

*
* *

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Les analogies et les différences que j'ai fait ressortir, dans le cours de cette notice, concernant l'évolution de l'ovogonie, d'une part, et de la spermatogonie, d'autre part, ont, à mon avis, une grande importance.

1° Elles nous montrent qu'il existe, chez *Styelopsis grossularia*, un parallélisme des plus remarquables entre les phénomènes intimes de l'ovogenèse et ceux de la spermatogenèse, parallélisme qui a d'ailleurs été parfaitement établi chez *Ascaris megalocephala* par les belles études de O. HERTWIG.

2° Elles nous montrent que les cellules polaires sont bien des œufs abortifs, comme la plupart des auteurs l'admettent aujourd'hui.

3° En se basant sur ce fait que, chez certains métazoaires étudiés jusqu'ici, et notamment chez l'*Ascaris megalocephala*, les chromosomes de la spermatogonie comme ceux de l'ovogonie se

dédoublent longitudinalement avant que se produise la double division de maturation, on a conclu que cette dernière a pour but essentiel de déterminer, dans le noyau de la spermatide ou du spermatozoïde, comme dans le noyau ovulaire, la réduction du NOMBRE des chromosomes *à la moitié* de ce qu'il est dans le noyau d'une cellule ordinaire, chez la même espèce animale, immédiatement après que cette cellule vient de se former par mitose.

L'absence normale de ce dédoublement longitudinal des chromosomes primaires de la spermatogonie pendant la spermatogenèse, chez notre Ascidie, tend à prouver, au contraire, que ce dédoublement longitudinal n'est pas un phénomène essentiel de la maturation ; mais que la double division de maturation a plutôt pour but de réduire, dans le noyau spermatique, la *quantité* de chromatine *au quart* de ce qu'elle était dans la spermatogonie ou dans le spermatocyte de premier ordre ou, ce qui revient au même, *à la moitié* de ce qu'elle est, chez la même espèce animale, dans le noyau d'une cellule quelconque, immédiatement après que cette cellule s'est formée par division mitosique. Par analogie, on peut conclure hypothétiquement que la double division de maturation de l'ovocyte de premier ordre a essentiellement le même but. On pourrait donc s'attendre à rencontrer dans l'évolution des ovogonies de certains métazoaires, l'absence de division longitudinale des chromosomes primaires.

4° Il existe d'ailleurs une incontestable différence entre la répartition des chromosomes secondaires dans les quatre éléments cellulaires provenant de la double division de maturation de l'ovocyte de premier ordre et la répartition des chromosomes secondaires dans une double mitose ordinaire.

Dans la métakinèse ordinaire tout le processus a manifestement pour but de répartir *uniformément* entre les deux noyaux-filles les chromosomes secondaires provenant de la division longitudinale des chromosomes primaires, et ce de telle sorte que des deux chromosomes secondaires jumeaux provenant de la division longitudinale d'un même chromosome primaire quelconque, l'un passe dans l'un, et l'autre, dans l'autre noyau-fille. Or, chez notre Ascidie, longtemps avant que la vésicule germinative ait même atteint son complet accroissement, les anses jumelles ne restent pas parallèles, mais se séparent les unes des autres. Il est donc impossible de déter-

miner, dans l'ovocyte de 1er ordre, les chromosomes provenant d'un même couple ; impossible donc aussi de savoir quelles relations d'origine existent entre les quatre chromosomes secondaires de la première cellule polaire et les quatre chromosomes secondaires de l'ovocyte de 2d ordre, pas plus qu'entre les deux chromosomes secondaires de la seconde cellule polaire et ceux du noyau ovulaire.

Il y a plus. Chez l'*Ascaris megalocephala* bivalent, où, dans l'ovocyte de 1er ordre et dans le spermatocyte de 1er ordre, il existe aussi huit chromosomes secondaires, O. Hertwig n'a pu constater si ces chromosomes secondaires proviennent, par dédoublement longitudinal, de quatre chromosomes primaires, ou si plutôt ils ne proviennent pas de deux divisions longitudinales successives de deux chromosomes primaires seulement. Le savant professeur de Berlin a même une tendance à accepter cette dernière manière de voir, qui expliquerait la particularité, qu'il a signalée, de la répartition des huit chromosomes secondaires en deux groupes isolés, de quatre chacun.

Or, dans la spermatogenèse, chez mon Ascidie, il ne se produit nullement de division longitudinale des chromosomes primaires : chaque spermatide acquiert l'un des quatre chromosomes primaires du spermatocyte de 1er ordre. Il est vrai, comme je le dirai plus loin, que ce chromosome primaire unique se divise ultérieurement en deux chromosomes secondaires, quand la tête du spermatozoïde a pénétré dans l'œuf pour le féconder. Les choses se passent donc comme si ce chromosome primaire s'était divisé en deux dans la spermatogonie ou dans le spermatocyte de 1er ordre, mais que les deux chromosomes secondaires jumeaux fussent restés unis pour passer ensemble dans une même spermatide, *processus qui est tout opposé à celui de la mitose ordinaire.*

La division de réduction ou la double division de maturation, comme je l'appelle, *ne se distingue donc pas seulement essentiellement d'une double mitose ordinaire par cette double particularité qu'après la première division les noyaux ne reviennent pas au repos et que leurs chromosomes ne se redédoublent pas longitudinalement ; mais encore par cette troisième particularité tout au moins, que les chromosomes secondaires se répartissent tout autrement que dans une double mitose ordinaire. Je suis plutôt d'avis que l'essentiel de la double division de maturation consiste*

dans la réduction de la QUANTITÉ *de chromatine du noyau ovulaire ou du noyau de la spermatide ou du spermatozoïde au* QUART *de ce qu'elle est dans l'ovocyte ou dans le spermatocyte de 1er ordre, ou, ce qui revient au même, à la* MOITIÉ *de ce qu'elle est normalement dans une cellule ordinaire quelconque, chez la même espèce animale, immédiatement après que cette cellule vient de se former par mitose.*

IV. — Fécondation.

Bien que je n'aie pu jusqu'ici observer tous les phénomènes de la fécondation chez *Styelopsis grossularia*, cependant j'ai eu l'occasion d'étudier deux stades, quelque peu différents, de l'œuf fécondé. Dans l'un, les deux pronucleus étaient rapprochés l'un de l'autre, vers le centre de l'œuf. L'un comme l'autre constituait un petit élément ovoïde, long de $0^{mm},012$ environ et nettement délimité à la périphérie par un contour achromatique. Le contenu consistait en une substance claire, parcourue par de très fins trabécules achromatiques et renfermant *2 chromosomes*, semblables à ceux que j'ai signalés plus haut dans le noyau ovulaire de l'œuf mûr.

Ces deux éléments nucléaires étaient placés dans un plan perpendiculaire à l'axe d'une sorte d'haltère claire, de nature protoplasmique, longue de $0^{mm},04$ et siégeant dans le protoplasme finement granulé de l'œuf. Cette dernière masse de protoplasme, elliptique, était longue de $0^{mm},09$ et large de $0^{mm},06$. Des deux extrémités renflées de l'haltère partaient des radiations protoplasmiques. Cette figure rappelait l'image, donnée par BOVERI, concernant *Ciona intestinalis*, dans la fig. 27, pl. XII de son mémoire : *Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung* (Jenaische Zeitschr, t. 24, 1890). Le centre de chacun des renflements de l'haltère était occupé par un centrosome chromophile, d'où partaient de fines radiations protoplasmiques dans l'haltère même. La plupart d'entre elles s'irradiaient dans l'extrémité renflée correspondante de l'haltère ; quelques-unes étaient tendues entre les deux centrosomes et passaient, par conséquent, dans la portion intermédiaire (manche) de l'haltère, entre les deux pronucleus.

L'autre stade de la fécondation, que je crois pouvoir rapporter à la fig. 29, pl. XII, donnée par BOVERI pour *Ciona intestinalis*, différait du précédent par les caractères suivants. 1° Dans l'axe de la masse centrale, elliptique, de protoplasme finement granulé, qui avait sensiblement les mêmes dimensions qu'au stade précédent, siégeaient deux corps protoplasmiques, ovalaires et plus clairs. Le centre de chacun de ces corps était occupé par un centrosome. Ces deux corps clairs, qui représentaient incontestablement les deux extrémités renflées de l'haltère du stade précédent, avaient leur grand axe perpendiculaire à l'axe passant par les centrosomes : on y distinguait de très fines radiations protoplasmiques, partant du centrosome comme centre. Ces corps protoplasmiques clairs, à structure radiée étaient nettement délimités, l'un et l'autre, par des granulations protoplasmiques un peu plus volumineuses, d'où partaient les radiations du protoplasme finement granulé ambiant. 2° La portion intermédiaire (manche) de l'haltère avait disparu comme telle et était remplacée par un fuseau axial, très net, de filaments achromatiques, tendus directement entre les deux centrosomes. Je considère ces filaments comme dérivant des radiations protoplasmiques signalées au stade précédent comme unissant les deux centrosomes. 3° Dans un plan équatorial, perpendiculaire à l'axe passant par les centrosomes, se trouvaient deux groupes distincts de deux chromosomes chacun ; l'un de ces groupes dérivait très probablement du noyau ovulaire, et l'autre, du noyau spermatique. Ces deux groupes de chromosomes étaient séparés l'un de l'autre par les filaments achromatiques du fuseau axial, tendus directement entre les deux centrosomes. 4° Le contour achromatique des pronucleus, ainsi que leurs trabécules achromatiques et leur substance claire, qui existaient au stade précédent, avaient disparu. Mais, par contre, ce qui n'existait pas au stade précédent, chacun des chromosomes était réuni aux deux centrosomes par des filaments achromatiques, situés à la périphérie du fuseau axial. Le fuseau de division, nettement distinct des radiations protoplasmiques ambiantes, était donc formé de deux parties : *a*) du fuseau axial formé par des filaments tendus directement entre les deux centrosomes ; *b*) de filaments périphériques, tendus entre les centrosomes et chacun des quatre chromosomes.

Ces observations me paraissent intéressantes parce qu'elles

tendent à prouver que, chez notre Ascidie : 1° la division longitudinale des chromosomes primaires qui, dans l'ovogenèse, s'accomplit pendant le premier temps de la période d'accroissement de l'ovogonie, est simplement retardée dans la spermatogenèse et ne s'effectue que quand la tête du spermatozoïde, porteur d'un des quatre chromosomes primaires de la spermatogonie a pénétré dans l'œuf pour le féconder ; 2° la tête du spermatozoïde, pendant qu'elle s'engage à travers l'œuf pour en gagner le centre, se transforme en un élément nucléaire (noyau spermatique, Spermakern, ou pronucléus mâle), identique au noyau ovulaire ou pronucléus femelle ; 3° ces deux éléments nucléaires tout en se plaçant l'un à côté de l'autre dans le plan équatorial de l'œuf fécondé restent cependant longtemps séparés l'un de l'autre par un espace axial, occupé d'abord par le manche de l'haltère et ensuite par le fuseau achromatique axial, ce que prouve encore la disposition des deux groupes distincts de deux chromosomes, vis-à-vis du premier fuseau de segmentation ; 4° enfin, le premier fuseau de segmentation se compose, en réalité, de deux catégories de filaments achromatiques : *a*) les uns, occupant l'axe du fuseau, constituent un faisceau distinct (fuseau axial) et sont tendus directement entre les deux centrosomes ; je les considère comme dérivant du manche de l'haltère et, par conséquent, comme d'origine cellulaire ou protoplasmique ; *b*) les autres, tendus entre les centrosomes et les différents chromosomes ; je les considère hypothétiquement comme dérivant de la charpente achromatique des deux pronucléus. Je fonde cette hypothèse, d'une part, sur l'absence de ces filaments périphériques dans le premier stade décrit et, d'autre part, sur la coïncidence de leur apparition avec la disparition du contour achromatique et de la charpente achromatique des deux pronucléus.

Reste la question de savoir quelle est l'origine des centrosomes du premier fuseau de segmentation.

Je rappellerai tout d'abord que dans l'œuf mûr de mon Ascidie, je n'ai pu constater la présence de centrosome, ni de radiations protoplasmiques, tandis que dans l'œuf fécondé il existe manifestement à chacun des deux pôles du premier fuseau de segmentation un centrosome siégeant au centre de l'extrémité renflée de l'haltère. Je rappellerai, en outre, qu'à l'extrémité antérieure de la tête du spermatozoïde mûr est fixé un corpuscule réfringent, qui présente

des réactions semblables à celles de la paranucléine et des centrosomes : j'ai suivi l'origine et la formation de ce corpuscule aux dépens de la partie chromatique du noyau de la spermatide.

Or, Boveri a constaté (fig. 24 de son mémoire) que chez *Ciona intestinalis*, quand la tête du spermatozoïde a pénétré dans l'œuf, il apparait à son extrémité effilée (antérieure) un corps sphérique clair, entouré par une auréole de radiations protoplasmiques, dans laquelle est orientée la tête du spermatozoïde. Il a vu, en outre (fig. 26, 27 et 28 de son mémoire), que ce corps clair, après avoir gagné, avec la tête du spermatozoïde, le centre de l'œuf, donne naissance à l'haltère signalée plus haut, et que sur ces entrefaites, la tête du spermatozoïde s'est transformée en le noyau spermatique, identique au noyau ovulaire.

Mes observations sur l'œuf fécondé, tout en confirmant celles de Boveri les complètent en ce qu'elles montrent au centre de chacun des deux renflements terminaux de l'haltère la présence d'un centrosome. En rapprochant mes observations de celles de Boveri, je considère comme probable que, lors de la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf mûr, le corpuscule réfringent, que j'ai signalé, se détache de l'extrémité antérieure, effilée du spermatozoïde et que c'est lui qui, après s'être divisé en deux, donne lieu à la formation des deux centrosomes du premier fuseau de segmentation.

Le corpuscule réfringent, d'origine nucléaire, porté par le spermatozoïde, serait donc le spermocentre ou centrosome spermatique. S'il en est ainsi, non seulement les deux centrosomes du premier fuseau de segmentation sont d'origine nucléaire, mais ils proviennent uniquement de la division du spermocentre.

*
* *

De l'ensemble de mes observations, je crois, enfin, devoir conclure avec certains auteurs, notamment avec O. Hertwig et Boveri, qu'*il n'existe pas de substance fécondante spécifique mâle et de substance fécondante spécifique femelle. Les substances nucléaires qui s'unissent dans le processus de la fécondation ne diffèrent que parce qu'elles dérivent de deux individus différents chez les*

organismes à sexes séparés et de deux glandes sexuelles différentes chez les organismes hermaphrodites.

De plus, comme le soutient Boveri, l'œuf mûr de l'Ascidie est une cellule incomplète, incapable de continuer seule son évolution, probablement parce qu'elle est dépourvue des moyens de régénérer un centrosome. Son élément nucléaire, le noyau ovulaire, contient deux chromosomes, qui ensemble renferment un quart de la chromatine de l'ovogonie ou de l'ovocyte de premier ordre, représentant probablement l'ensemble des tendances héréditaires de la lignée de l'individu procréateur de l'ovogonie qui sont transmises à l'embryon futur. Son protoplasme est hautement différencié et représente les matériaux nutritifs nécessaires à l'édification de l'embryon futur.

Le spermatozoïde libre est aussi une cellule incomplète, incapable de continuer seule son évolution, parce qu'elle est dépourvue de protoplasme nutritif. Son noyau, dont le chromosome unique après avoir pénétré dans l'œuf mûr se divise, probablement longitudinalement, en deux chromosomes secondaires, contient un quart de la chromatine de la spermatogonie ou du spermatocyte de premier ordre, représentant probablement l'ensemble des tendances héréditaires de la lignée de l'individu procréateur de la spermatogonie qui sont transmises à l'embryon futur. Son spermocentre est l'élément qui, après avoir pénétré dans l'œuf mûr sera l'agent actif de la segmentation.

Ainsi que l'admet Boveri, ce que l'on entend ordinairement par « fécondation » comprend donc deux phénomènes distincts : 1° La complétion réciproque de la cellule-œuf et de la cellule spermatique, ce qui permet la division de la première cellule embryonnaire et de ses rejetons ; 2° La transmission à l'œuf d'une partie des tendances héréditaires de la lignée paternelle qui s'ajoutent à celles des tendances héréditaires de la lignée maternelle résidant dans le noyau ovulaire.

Ces tendances héréditaires maternelles et paternelles sont modifiées, tant dans le cours du développement embryonnaire que dans le cours de la vie, par les conditions générales de l'existence individuelle (nutrition dans le sens le plus large du mot). Ces conditions impriment à chaque individu ses caractères personnels. Elles doivent agir d'une façon efficace sur les éléments sexuels, ainsi que

le prouvent notamment les superbes observations de M. Giard et d'autres auteurs sur la castration parasitaire et les phénomènes connexes. Elles agissent probablement sur la chromatine des cellules sexuelles, ce qui implique la possibilité d'une transmission, par voie héréditaire, des caractères individuels acquis.

*
* *

Réflexions sur la structure et la division du noyau.

Dans le cours des présentes recherches, j'ai eu l'occasion d'étudier de près divers points, en partie controversés, relatifs à la structure du noyau et à la division mitosique. Je récapitulerai ici les faits observés, me réservant d'en discuter ultérieurement en détails la portée générale.

1° Dans les cellules sexuelles primordiales aussi bien que dans les jeunes ovogonies, les spermatogonies, les spermatocytes et les spermatides, la *membrane nucléaire* est à contour simple, achromatique et d'origine nucléaire. Dans les ovogonies plus développées, au contraire, elle est à double contour et présente une texture très remarquable que j'ai décrite plus haut : alors, son contour externe est d'origine protoplasmique ou cellulaire et son contour interne, d'origine nucléaire. L'un et l'autre sont achromatiques. Au moment où le noyau se prépare à se diviser par mitose, la membrane nucléaire rentre dans le protoplasme cellulaire : j'ai suivi et décrit succinctement son mode de disparition dans l'ovogonie, peu de temps avant la transformation de cette dernière en ovocyte de 1er ordre ;

2° Le *nucléole*, qui se différencie aux dépens d'une partie de la charpente chromatique du noyau dans tous les cas où j'ai pu en suivre la genèse, se comporte comme le *macronucleus* des infusoires ciliés (noyau végétatif ou de nutrition). Il apparaît dès que la cellule entre au repos et préside à l'accroissement cellulaire. Au moment où va s'accomplir la première division de maturation de l'ovocyte, il se résorbe, soit en entier, soit après s'être fragmenté,

dans le protoplasme cellulaire. Dans la spermatogonie, au contraire, au dernier moment de la période d'accroissement, il devient le centrosome du spermatocyte de 1er ordre. Les choses se passent aussi de la même façon au moment où va s'accomplir la mitose ordinaire.

3° Le fait que la double division de maturation du spermatocyte de 1er ordre, qui s'accomplit avec intervention de centrosomes, n'est pas précédée de la division longitudinale des chromosomes primaires tend à prouver que les centrosomes ne sont nullement, dans la division mitosique, les agents actifs du dédoublement longitudinal des chromosomes primaires et de la séparation des chromosomes secondaires, ce que prouve d'ailleurs manifestement cet autre fait que, dans l'ovogonie, ce dédoublement longitudinal et la séparation des chromosomes secondaires s'effectuent sans intervention de centrosomes. Je suis plutôt porté à attribuer aux *centrosomes* surtout un rôle essentiel dans la division du corps cellulaire. D'autre part, mes observations me portent à admettre que les agents actifs directs du dédoublement des chromosomes primaires et de la séparation des chromosomes secondaires dans la mitose ordinaire, doivent être une partie au moins des *filaments achromatiques* du fuseau de division, ceux qui sont tendus entre les chromosomes et les centrosomes et qui sont représentés dans l'ovogonie de notre Ascidie par la zone centrale de la charpente achromatique. Cette conclusion est aussi d'accord avec l'absence de fuseaux achromatiques et la présence de centrosomes dans la double division de maturation du spermatocyte ;

4° Je crois, en outre, pouvoir conclure de mes observations que les filaments achromatiques du fuseau de division dérivent les uns (filaments périphériques) de la charpente achromatique du noyau et les autres (filaments du fuseau axial) du protoplasme cellulaire. Les premiers sont, par conséquent, d'origine nucléaire ; les seconds, d'origine cellulaire. Cette conclusion, je la déduis et de l'équivalence de la zone centrale de la charpente achromatique de l'ovogonie avec une partie au moins des filaments du fuseau de division dans la mitose ordinaire, et de mes observations concernant l'origine du premier fuseau de segmentation, dans l'œuf de mon Ascidie.

5° L'absence de centrosomes dans l'ovocyte de premier ordre,

dans l'ovocyte de second ordre et dans l'œuf mûr tend à prouver que les centrosomes ne sont nullement des éléments permanents de la cellule. Leur présence n'est nullement indispensable pour amener la formation et l'élimination des cellules polaires, lorsque ces dernières n'entraînent dans leur constitution qu'une partie insignifiante du protoplasme ovocytaire (bourgeonnement). Un autre fait qui plaide encore en faveur de la non-permanence des centrosomes, c'est leur disparition dans les spermatides, au début de leur transformation en spermatozoïdes. De l'ensemble de mes observations il résulte que les centrosomes sont des éléments qui n'apparaissent comme tels qu'au moment de la division mitosique, pour disparaître dès que le noyau rentre au repos. Ils ne persistent pendant un certain nombre de générations de cellules successives que dans les cellules qui se divisent activement par mitose plusieurs fois de suite sans qu'il existe de phase de repos entre les diverses mitoses, ou bien quand ces phases de repos sont très courtes, comme dans la segmentation de l'œuf, par exemple.

6° Enfin, mes observations sur l'origine du centrosome spermatique (spermocentre) pendant la transformation de la spermatide en spermatozoïde, démontrent que cet élément est d'origine nucléaire ; la substance qui le constitue (paranucléine) s'élabore dans la substance chromatique du noyau.

Liége, 25 Décembre 1892.

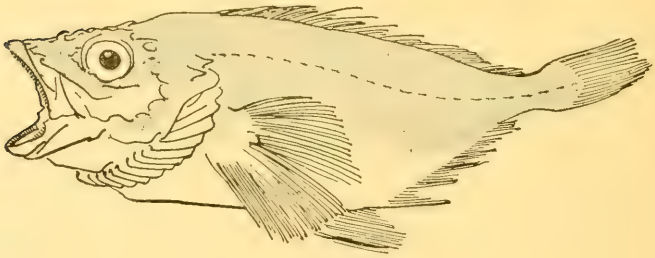


TABLE.

Pages.

I. Structure de l'appareil génital 94

II. Développement des glandes génitales et formation des cellules sexuelles primordiales 97

1er Stade. Ébauche pleine 97

2me Stade. Formation de la cavité du tube ovarien et origine des cellules sexuelles primordiales 98

3me Stade. Séparation du tube ovarien et du tube testiculaire 99

Suite du développement du tube ovarien 100

Suite du développement du tube testiculaire 101

III. Ovogenèse et Spermatogenèse 103

1re Période. Formation des cellules sexuelles primordiales femelles et mâles (ovules primordiaux et cellules spermatiques primordiales) 104

2me Période. Multiplication des cellules sexuelles primordiales : formation des ovogonies et des spermatogonies 106

1. Multiplication des ovules primordiaux et des cellules folliculeuses primordiales. Épithélium germinatif 106

2. Multiplication des cellules spermatiques primordiales et formation des spermatogonies 110

3. Différences entre la période de multiplication des ovules primordiaux et celle des cellules spermatiques primordiales 113

3me Période. Accroissement des ovogonies et des spermatogonies : formation des ovocytes et des spermatocytes de 1er ordre 114

1. Accroissement du follicule ovarien : formation de l'ovocyte de 1er ordre, des cellules du testa, de la membrane ovulaire et des épithéliums folliculeux interne et externe ; rupture du follicule ... 115

1er Temps. Accroissement de la vésicule germinative 115

A. Vésicule germinative 115

1re étape. Formation des quatre chromosomes primaires 115

2me étape. Division longitudinale des quatre chromosomes primaires ; formation et séparation des huit chromosomes secondaires 116

3me étape. Torsion et raccourcissement des huit chromosomes secondaires 120

Pages.

B. Corps cellulaire 122

C. Paroi folliculeuse primordiale. Formation des cellules du testa, de la membrane ovulaire et de l'épithélium folliculeux secondaire 122

2d Temps. Réduction de la vésicule germinative ; formation de l'ovocyte de 1er ordre 123

A. Vésicule germinative 124

B. Corps cellulaire 125

C. Enveloppes folliculeuses ; formation des épithéliums folliculeux interne et externe ; rupture du follicule 126

Texture de l'ovocyte de 1er ordre 127

Quelques considérations générales 128

2. Accroissement de la spermatogonie ; formation du spermatocyte de 1er ordre 128

1er Temps. Accroissement du noyau de la spermatogonie 129

A. Noyau 129

1re étape. Formation des quatre chromosomes primaires 129

2me étape. Transformation des quatre chromosomes primaires 130

B. Corps cellulaire 131

2d Temps. Réduction du noyau de la spermatogonie ; formation du spermatocyte de 1er ordre 131

A. Noyau 131

B. Corps cellulaire 131

Texture du spermatocyte de 1er ordre 132

3. Comparaison entre la période d'accroissement des ovogonies et celle des spermatogonies 132

4me Période. Période de maturation 133

1. Maturation de l'ovocyte de 1er ordre. Formation des cellules polaires et de l'œuf mûr. Texture de l'œuf mûr 133

2. Maturation du spermatocyte de 1er ordre. Formation des spermatocytes de 2d ordre et des spermatides. Transformation de la spermatide en spermatozoïde. Texture du spermatozoïde mûr ... 136

3. Comparaison entre la période de maturation de l'ovocyte de 1er ordre et celle du spermatocyte de 1er ordre 141

Considérations générales 142

IV. Fécondation 145

Reflexions sur la structure et la division du noyau 150

NOUVELLES CONSIDÉRATIONS THÉORIQUES ET EXPÉRIMENTALES SUR LA *LOI DELBŒUF*,

PAR

R. BARON,

Professeur à l'École vétérinaire d'Alfort.

La *Loi Delbœuf*, que je considérais, il y a deux ans et demi, comme une grande idée méconnue ou du moins trop peu connue, vient enfin d'attirer l'attention de deux naturalistes très distingués : MM. F. Houssay, maître de conférences à l'École normale supérieure, et Sorel, un des écrivains de la *Revue scientifique*.

Le premier, M. F. Houssay, est au fond partisan de la Formule de Delbœuf et me fait l'honneur de citer ma *démonstration simplifiée* comme un progrès didactique de quelque valeur.

Quant à M. Sorel, c'est autre chose : Il entreprend de prouver que la Théorie évolutioniste n'a que faire de la Loi Delbœuf ; puis, comme si cette première négation ne lui suffisait pas, il croit devoir rejeter la Loi Delbœuf comme fausse ou arbitraire, *au même titre que toutes les lois mathématiques quelconques essayées sur le terrain biologique !* Je ne cite pas les paroles textuelles de l'auteur ; mais on verra que c'est bien là le fond de sa pensée.

La critique de M. Sorel m'intéresse doublement : je tiens déjà à la Loi Delbœuf, ainsi qu'à la démonstration que je crois en avoir

donnée et que je continue à trouver *excellente*. . D'autre part, en concédant même que la Loi DELBŒUF constituât une illustration imparfaite de la science biologico-mathématique, je tiendrais quand même au Principe de cette science, savoir :

Que la forme mathématique est la plus correcte de toutes les formes du raisonnement, et que tous les échecs éprouvés par les Biologico-mathématiciens ne sauraient discréditer le Programme qu'ils se sont tracé.

*
* *

I. — « L'argumentation de DELBŒUF, dit M. SOREL, a été *habilement* construite pour réfuter de puériles objections présentées contre DARWIN par des gens qui voulaient prouver *mathématiquement* et *a priori* l'absurdité de la doctrine nouvelle ». (*Revue scientifique* du 9 avril 1892, page 462).

Il est regrettable que M. SOREL n'ait pas indiqué le document d'après lequel il se sent en mesure d'avancer une aussi grosse proposition (!) — quant à moi personnellement, j'ignore tout à fait quels sont les motifs *extra philosophiques* qui auraient pu conduire un homme comme DELBŒUF, à l'élaboration d'une Loi telle que celle qui porte et qui continuera, je l'espère, à porter son nom...

Prenons donc les choses telles qu'elles sont, je veux dire telles qu'elles se présentent le plus vraisemblablement. N'imaginons donc pas que les gens obéissent à des mobiles aussi compliqués, à moins d'en être bien sûrs. — Je continue à déblayer le terrain exploré par M. SOREL.

§. — L'idée de Loi nous est devenue aussi familière en physiologie qu'en physique et en astronomie ». (voy. id., page 463).

Eh! bien... justement! La voilà, la raison sérieuse qu'il fallait invoquer pour *expliquer* la psychologie de DELBŒUF : Du moment que vous reconnaissez que l'esprit humain est décidément orienté vers le Positivisme, c'est-à-dire vers le Postulat d'un Déterminisme précis de tous les *coexistants* et de tous les *subséquents*, vous admettez du même coup que le programme du savoir humain se

dénonce avec certitude par la « Position des Lois naturelles », ce que H. Wronski désigne sous le nom de *Nomothétique*, ce que A. Comte proclame à son tour en prenant comme premier terme de la science, la *mathématique*.

Il est certain que l'*équation*, ou mieux encore la « fonction analytique » est l'expression actuelle ou virtuelle de la vérité, soit en astronomie, soit en physique, soit en physiologie. — Si je disais que tel phénomène, à n'importe quel degré et dans n'importe quelles circonstances, entraîne n'importe quel autre phénomène à n'importe quel degré et dans n'importe quelles circonstances, je m'exposerais à me faire dire n'importe quelle parole ironique et désagréable.... C'est inutile d'insister.

§. — Je ne m'étendrai donc pas sur ces généralités et j'arriverai tout de suite à la Loi Delbœuf et autres formules similaires.

Tout d'abord j'avoue comprendre parfaitement, quoi qu'en ait dit M. Sorel, les créationistes qui ont cherché des raisons *mathématiques a priori* contre la Théorie de l'Évolution.

Je ne me moque point du tout des discussions même passionnées et érudites qu'a soulevées la Loi Malthus, ni de l'emploi des *progressions* en Économie politique ou en Œcologie. Au reste, puisqu'il est question des « motifs » qui peuvent déterminer un penseur à prendre la plume pour confirmer ou infirmer ces algorithmes, je ne puis faire autrement que de rappeler, ici, en deux mots, la peine que j'ai prise autrefois pour répondre au défi de M. Coutance, professeur d'histoire naturelle à l'École de Médecine navale de Brest. Ce défi tenait dans les termes suivants :

« Une Espèce nouvelle vient de surgir ; je demande au plus savant des biologistes d'en régler la fécondité ». — (Voy. *la Lutte pour l'existence*, page 216).

Je ne me donne nullement comme le plus savant des biologistes ; mais j'ai résolu le problème, et je suis aussi sûr de ma solution que de n'importe quelle *règle de trois* proposée à moi par qui voudra vérifier mes talents de calculateur (1).

M. Coutance a d'ailleurs une excuse que je m'empresse de faire valoir, et sans la moindre malveillance dictée par l'esprit de secte ;

(1) Voy. *Archives vétérinaires*, anno 1882, pag. 707. Malthus et Darwin.

M. Coutance, dis-je, pense *théologiquement* et il ne peut avoir sur les « Lois de la Nature » les mêmes idées fondamentales que moi. En d'autres termes : sa Nomothétique équivaut à anthropomorphoser le « Législateur », tandis que pour moi la Loi naturelle est un postulat irréductible que je ne cherche à rattacher à aucune *Volonté ex machinâ*... Passons.

§. — M. Sorel, au contraire, est un évolutioniste et un adversaire assez décidé de la Théologie *cause-finalière* : «... Autrefois on croyait aux causes finales ; on pensait que Dieu, dans sa sollicitude pour les pauvres humains, avait daigné créer l'Univers suivant des Lois simples, de manière à faciliter la tâche des savants. Ceux-ci, par reconnaissance pour tant de bonté, ne manquaient pas de célébrer la beauté de l'œuvre divine, l'ampleur et la dignité du Plan. Tout cela a fait son temps... ». (Sorel).

Il y aurait déjà beaucoup à reprendre, au point de vue de la critique religieuse, mythologique si l'on veut, entendue aussi sommairement que l'entend M. Sorel : on pourrait lui demander où il est allé chercher cette dogmatique particulière des Causes finales appliquées à l'intelligibilité des Lois de la Nature ? Dans toutes les religions, il me semble plutôt que le *mystère* le plus profond est la conséquence de l'intervention divine ; les causes finales y sont présentées comme de *petits miracles*, au point que Paul Janet a cru devoir écrire un gros livre pour établir la thèse négative.

D'autre part, les théologiens vous lancent coup sur coup des citations énormes, telles que :

1° « Qui pénétrera les desseins de Dieu » ?

2° « *Tradidit mundum disputationibus eorum* » !

et ainsi de suite....

§, — Débarrassé de cette autre préoccupation parasite, je finis par exiger que M. Sorel nous dise quelque part, dans son savant article, s'il a ou non une opinion à lui sur l'origine et l'avènement des nouvelles Espèces ?

Or, j'ai beau lire et relire son mémoire, je n'y vois rien de ferme, sinon que le transformisme n'est plus actuellement combattu par

personne, et que nous n'avons plus besoin aujourd'hui de la notion d'*Espèce* pour servir de support au concept de loi biologique...

Au risque de passer pour un homme de mauvais caractère, je me permettrai encore de ne point partager cet avis. — Je vois bien, sans doute, que les Naturalistes tournent en masse à DARWIN, comme les compositeurs de musique tournent en masse à R. WAGNER... Mais j'ai le droit, moi qui suis un vieux Darwiniste et un vieux Wagnériste, j'ai le droit d'éplucher sévèrement ces deux plébiscites et de les déclarer sans plus de valeur que ceux qui furent jadis sur le point de faire sombrer à jamais l'illustre auteur de l'*Origine des Espèces*, ainsi que l'immortel chantre de la *Tétralogie des Niebelungen*.

Tout en voulant bien croire que M. SOREL a écrit son article pour nous apprendre quelque chose de neuf, je n'y vois que le perpétuel réquisitoire des écrivains démolisseurs : « Au Moyen-Age, dit-il, on accusait de mauvaise foi celui qui résistait à un amas de syllogismes ; aujourd'hui, on l'accuserait volontiers du crime de lèse-algèbre : c'est tout un. C'est pourquoi, je crois qu'il faut se montrer très rebelle quand on vous propose des propositions générales, des axiômes, des principes. Je demande toujours à voir d'où ils viennent et où ils vont ». (SOREL).

Si M. SOREL eût été moins pressé de conclure, il aurait ajouté qu'au Moyen-Age aussi, on humiliait systématiquement la raison humaine devant le *merveilleux*, c'est-à-dire, par le fait, devant le *témoignage des sens*.... Seuls les mathématiciens ont résisté, à toutes les époques, à tous les mystificateurs, qui sont aujourd'hui les « expérimentateurs à tous crins ! »

§. — La Loi DELBŒUF est peut-être inutile à tous ceux qui ont embrassé le Darwinisme sans trop raisonner leur foi ; mais elle est à peu près indispensable aux autres, à ceux qui discutent contre eux-mêmes à outrance, dans la solitude de leur pensée exigeante... Je ne dis pas, encore une fois, que la Loi DELBŒUF ait été faite pour répondre expressément à une exigence hautement formulée ; mais elle est venue à point, et je l'accepterai tant qu'on ne m'y aura pas signalé de *faute*. C'est net.

*
* *

II. — M. Houssay, dont j'avais d'abord cité le nom et par lequel je terminerai ce mémoire ; M. Houssay, dis-je, ne m'en voudra pas de discuter encore plus cruellement contre lui que je ne viens de le faire contre M. Sorel !

C'est là une Loi du cœur humain : on se pique plus volontiers au jeu, lorsqu'on a devant soi un adversaire sympathique, que lorsqu'on joue avec un étranger. C'est à coup sûr une petite lâcheté (!) mais c'est ainsi.

§. — Nous sommes parfaitement d'accord et sur le Principe et sur la Méthode : Il ne sera donc question ici que de *technique*, pour ainsi dire... Il est vrai que sous cet humble mot de technique, entre biologico-mathématiciens, peut se cacher une source intarissable de divergences.

La plus grave de ces divergences, c'est celle qui surgit à propos du « Géomètre-Naturaliste » et du « Naturaliste-Géomètre », ainsi que je l'ai déjà donné à entendre dans mon premier article de 1890. (Voy. *Bulletin*, T. XXII, p. 123 et suiv.).

Comme mathématiciens, nous nous entendons si bien, M. Houssay et moi, que ce serait naïveté de prendre par le menu les lignes nombreuses où nous nous approuverions l'un l'autre et réciproquement. — Ce sont d'ailleurs toutes les lignes qui ne sont pas écrites *en langage ordinaire*....

Comme biologistes, et notamment comme biologistes évolutionistes, nous avons, au contraire, chacun, notre *équation personnelle* et notre polarité bien marquée.

Frappé plus qu'un autre, plus que bien d'autres, des difficultés du Darwinisme, je me suis de bonne heure attaché à l'étude de ce qui fut appelé, depuis lors, les *Facteurs internes* de l'Évolution. — Il n'y a pas de hasard là-dedans ; et, si je ne craignais la logomachie, je dirais même que c'est par horreur du hasard que j'ai toujours instinctivement relégué les Facteurs « externes » de ladite Évolution.

Au reste, pour un homme qui a réfléchi beaucoup sur les notions

de « *Dehors* » et de « *Dedans* », la distinction finit par sembler provisoire : outre que les facteurs qualifiés « externes » seraient tout à fait impuissants, s'il n'existait dans les Êtres évoluants une réceptivité évolutile, on peut toujours ramener leur *accidence* (*contingence* des métaphysiciens) à une Loi d'Évolution cosmogonique aussi enveloppante qu'on le voudra.

Voilà sans doute pourquoi les objections de HARTMANN m'ont si peu touché : je n'y voyais même pas des objections... nouvelles ! je n'avais jamais compris la doctrine de l'évolution biologique autrement que comme un cas particulier de l'Évolution universelle.... Dès lors, à quoi bon tous les efforts pour ramener n'importe quel fait divers à un Déterminisme plus rigoureux que celui que j'avais toujours conçu ? *Tout est interne* !

§. — M. HOUSSAY, autant que je puis en juger, n'est pas de mon sentiment là-dessus.

α. Il introduit tout d'abord une distinction profonde entre une *cause constante de variation* et une *cause de variation constante*. J'y reviendrai tout à l'heure.

β. Ensuite M. HOUSSAY rejette impitoyablement une notion que DELBŒUF et moi nous acceptons, au contraire, avec soin : cette notion est celle de la *variation bilatérale simultanée*. M. HOUSSAY la considère comme « biologiquement inexacte ». (Voy. page 12 de son mémoire).

γ. Enfin M. HOUSSAY va jusqu'à dire que « le Principe de LAMARCK est le point de départ le plus solide et le plus scientifique pour l'étude des moyens par lesquels s'est faite l'Évolution ». (Voy. page 31), tandis qu'il laisse percer une assez forte incrédulité à l'endroit de la Sélection naturelle de DARWIN. (Voy. page 16 du même travail). — Il demeure bien entendu que si j'interprète mal la pensée de M. HOUSSAY, je le prie amicalement de me redresser. Quoi qu'il en soit, il ne saurait être question, entre gens comme nous, que d'un tournoi parfaitement chevaleresque.

§. — α. Cause constante de variation et cause de

variation constante. — M. Houssay, en tant que pur mathématicien, a parfaitement raison de prétendre que « si une cause constante peut faire varier des êtres, on ne peut concevoir l'effet de cette force, autrement que proportionnel au carré des temps et non pas constant quel que soit le temps ». Et même, sans faire aucun calcul, on prévoit immédiatement avec quelle rapidité les flores et les faunes se transforment :

« Dans l'hypothèse de Delbœuf, l'espèce serait transformée après 100,000 apparitions de la variation (constante).

» Dans le cas d'une force naturelle constante, il faudrait au plus 66 effets de la force », (Houssay).

Tout cela est si clair que je n'aurais rien à y reprendre, pour mon compte et en qualité de pur calculateur. Mais comme biologiste et comme biologiste évolutioniste, je dois examiner si l'hypothèse de M. Houssay est meilleure que celle de M. Delbœuf, ou inversement, à moins qu'elles ne fussent réductibles l'une à l'autre au moyen d'une synthèse cosmogonique entraînant l'identité de tous les facteurs d'évolution, soit internes, soit externes... !

Je reconnais, sincèrement, pour débuter, que, dans l'hypothèse de Delbœuf, le rapport des individus variés aux individus invariés augmente grâce à la multiplication de l'espèce, bien plus que par le fait d'une cause particulière de variation, et je sais mieux que personne que le rapport inverse des individus invariés aux individus variés n'égale jamais zéro, c'est-à-dire qu'il restera toujours des types invariés. C'est même à cause de ce *desideratum* que j'ai été conduit à ma propre théorie qui consiste à faire absorber, à chaque apparition, l'individu varié par le reste des invariés

M. Houssay, en homme très perspicace, a découvert tout de suite, que, *malgré les apparences*, ce procédé est de beaucoup le plus favorable au succès de la transformation, puisque, en engloutissant le type varié, la *race entière* se contamine sûrement quoique lentement.

Je reconnais également que Delbœuf aurait dû dire : « cause de variation constante » et non pas : « cause constante de variation ».

Mais, voici le grand coup qui se prépare à éclater :

« La théorie de l'évolution, dit M. Houssay, implique la dispa-

rition des formes préparatoires... Or, dans l'hypothèse de DELBŒUF, cette disparition est *probable*... Dans l'hypothèse de la Sélection naturelle, la disparition est *possible*. Tandis que, en considérant les effets d'une force constante, la disparition est *certaine*... »

J'ai un peu abrégé ; mais je crois n'avoir pas altéré le sens précis du texte.

Il reste donc établi que le système des causes constantes de variation est *meilleur* que celui de la variation constante, si par « meilleur » on entend : « plus efficace », « plus énergique », « plus rapide »..., etc., etc. Mais, si par « meilleur » on entend : « mieux démontré », j'avoue que je me sépare des disciples que M. HOUSSAY a pu faire et fera peut-être encore.

Ce n'est pas, qu'on le sache bien, ce n'est pas que je répugne *a priori* à l'idée d'une variation proportionnelle aux carrés des temps... Non. La vérité est que, d'après moi, une force constante peut parfaitement ne produire, dans certains cas, qu'un mouvement uniforme ou périodiquement varié. Le tout est de s'entendre sur le sens du mot « Force » et sur les circonstances plus ou moins particulières de son mode d'action.

Après avoir, un des premiers, insisté sur les effets des forces constantes en biologie (voy. *Méthodes de Reproduction*. Paris, 1888) pour appuyer l'idée évolutioniste (voy. pages 222 et 279), j'appris par M. VESQUE que lui-même avait, vers la même époque, reconnu l'importance de la Loi d'*Amorcement* dans l'étude des adaptations de toutes sortes.

Plus tard, dans nos conversations intimes, nous nous amusâmes à généraliser cette notion, et je lui exposai ma théorie mécanique basée sur ce que j'ai appelé dès lors le « Démarrage atomique et moléculaire ».

Ne voulant pas entrer dans trop de détails, je me bornerai à dire ici que, pour moi, une cause constante de variation agit en définitive sur le type spécifique comme un cheval sur un bateau remorqué ou même sur un véhicule quelconque : Le démarrage une fois accompli, nous assistons à un mouvement *uniforme* entretenu par l'action d'une force *constante*.

Mais j'aurais mauvaise grâce à représenter M. HOUSSAY comme un adversaire sans rémission. Il me paraît beaucoup plus juste de

montrer ici que ce qu'il dit (pag. 18 et suivantes de son bel article) a bien quelque rapport avec ma propre théorie de *Démarrage*. — Il parle en effet plusieurs fois du « Frottement » qui doit tendre à réfréner le travail accélérateur de la transformation et à modifier profondément les allures conquérantes de l'algorithme

$$e = \frac{1}{2} kt^2$$

Si M. Houssay consentait à accorder à cette métaphore du *frottement* une signification aussi réaliste que celle que je donne à mon *démarrage* et à mon *tirage* moléculaires, je ne vois pas bien où se réfugierait notre divergence d'opinion, divergence à laquelle d'ailleurs je ne tiens pas du tout, malgré les attraits de la controverse ! !

§. — β. Loi de la variation bilatérale simultanée. — Cette fois, il faut que nous en prenions notre parti : nous ne sommes pas du tout d'accord, et pas près de nous accorder, attendu que chacun de nous a motivé nettement sa façon de voir.

1° « Je ne puis comprendre, dit M. Houssay, comment M. Delbœuf admet une force constante capable de rendre parmi les descendants d'un couple d'animaux gris, les uns plus blancs, les autres plus noirs. Je ne comprends pas qu'une même action puisse rendre les mêmes animaux les uns plus glabres, les autres plus velus... »

» Dès lors je considère comme biologiquement inexacte cette idée de M. Delbœuf : que si un individu A a été tranformé en A + 1, il faut croire qu'il s'en produit un autre A — 1, pour que la somme des caractères demeure constante. Il n'est pas possible que la première manifestation d'une force soit deux effets contradictoires ».

2° « Biologiquement parlant, ai-je dit tout au contraire, les formes différenciées que nous qualifions d'*espèces*, sont conçues par notre esprit comme « divergences » d'un Prototype générique sensiblement équidistant des types plus spécifiés qui dérivent de lui ».

» Soient deux physionomies actuellement très tranchées, A et Z ; elles dérivent respectivement de B et Y déjà moins éloignées l'une de l'autre. A leur tour B et Y, de C et X, et antérieurement de D et V, de E et U, etc., etc. Finalement nous remonterions à L et N représentant le dédoublement à peine sensible du seul et uniforme type ancestral M, à égale distance de A et Z ».

Voilà certes deux thèses sur lesquelles leurs auteurs respectifs ne paraissent guère disposés à faire des concessions, et de l'opposition diamétrale desquelles thèses ces deux auteurs ont évidemment conscience, puisque M. Houssay m'associe à Delbœuf, dans les lignes qui suivent celles citées plus haut, et termine le tout en répétant : « Cela ne saurait être ». (Voy. page 13).

Les limites qui me sont imposées par le numéro du *Bulletin* où paraîtra cet article, ne me permettent pas d'exposer en détail tous les faits qui servent de base à une Loi aussi enveloppante que celle de la « Variation bilatérale simultanée ». Comme, d'autre part, je tiens à ne pas segmenter ledit article, de peur de faire trop attendre une réponse de M. Houssay, dans le cas où il croirait devoir me répondre ; je vais aujourd'hui ne montrer que les grandes lignes de ma théorie originale, sauf à y revenir plus tard sous un titre plus particulier, et dès que M Giard aura de la place pour moi.

§. — Le soupçon de la Loi de *Variation bilatérale simultanée* m'est venu, comme ceux dont il a été question plus haut, de mes études zootechniques.

Considérant attentivement ce qui se passe lors de la dislocation progressive d'une population métisse, par réversion aux divers types ethniques qui l'avaient formée en se fusionnant momentanément, j'eus tout à coup l'idée bizarre (!) de comparer les hybrides à des « larves progénésiques » et delà à des types ancestraux. C'était le complément d'une remarque faite par Agassiz.

Voici comment je me suis plu à résumer cette première impression, dans mon livre :

« *Les* Embryons *sont des formes vagues, intermédiaires morphologiquement et transitoires chronologiquement ;*

» *Les* Fossiles *furent des formes vagues, intermédiaires morphologiquement et transitoires chronologiquement :*

» *Les* HYBRIDES *enfin sont des formes vagues, intermédiaires morphologiquement et transitoires chronologiquement*, (soit qu'ils s'éteignent pas stérilité, soit qu'ils se résolvent, comme des nébuleuses, en une descendance plus différenciée).

» En d'autres termes :

» La Paléontologie, c'est de l'Embryogénie dilatée à l'infini...

» L'hybridation, c'est de la Paléontologie expérimentale ». (Voy. *Méth. de Reprod.*, pag. 187 et 188).

Ces hardiesses de langage m'amenèrent à en commettre d'autres... car il n'y a que le premier pas qui coûte ! (c'est la Loi du Démarrage ou de l'Amorcement, comme on voudra). J'en vins bientôt à parler d'*épuisement du Potentiel plastique des Embryons*, d'*Entropie des formes vivantes*, et même de *larves progénétiques chez les animaux supérieurs*..., etc. Pour ne pas laisser supposer au lecteur, et surtout au critique, que je fis par là une orgie de mots vides, je dois donner de courtes définitions et tâcher d'être clair.

1° En ce qui concerne l' « Épuisement du Potentiel plastique des Embryons », je n'ai fait que transporter à la biologie, à l'ontogénie, le langage des physiciens modernes : M. ALFRED GIARD me paraît au reste le véritable auteur de cette métaphore, bien que j'en sois littérairement le seul responsable. — Il reste établi que le travail ontogénétique se ramène à l'*actualisation* plus ou moins précipitée d'une énergie évolutile contenue, ramassée, tassée, refoulée au sein du germe, dont la *virtualité initiale* se dissipe en se réalisant progressivement.

2° En ce qui concerne l' « Entropie des Formes vivantes », je n'ai fait autre chose que de favoriser l'union, très féconde à mon avis, entre la zoologie philosophique de NAUDIN et la mécanique transcendante de CLAUSIUS. Car rien ne me semblait et ne me semble encore plus admirable que cette grande formule panto-cosmogénétique en vertu de laquelle le *processus* universel des choses est irréversible dans sa totalité...! Aux dépens d'une ébauche chaotique, d'une esquisse tracée en flou, d'un schème à peine indiqué au crayon gras, vont se dessiner incisivement des traits morphologiques précis... La marche ne saurait être indiquée à rebours : Les types d'égale précision ne sauraient dériver l'un de l'autre, ni *a fortiori* des types plus précisés.

3° En ce qui concerne la notion des « Larves progénésiques chez les animaux supérieurs », il est manifeste que j'institue ici une *élégante extension* (?) des idées de M. Alfred Giard. Je ne veux donc pas y insister pour l'instant.

§. — Ce n'est pas tout. — Au moment où je me livrais à cette périlleuse récension terminologique, un savant (dont j'ai déjà parlé), M. Vesque, arrivait, par une autre voie, à la notion du « Groupe Nodal » en Taxinomie et en Phylogénie. Cette coïncidence est capitale.

M. Vesque, dans tous les cas, a été amené à dire que l'archétype commun progéniteur de plusieurs formes contemporaines très diversifiées, gît vers le centre (équidistant morphologiquement) des dites formes contemporaines les plus spécifiées. (Voy. tous les Travaux de Vesque sans exception).

Je ne pouvais pas, bien sûr, négliger l'appoint intellectuel qui m'était fourni gratuitement par un des Naturalistes les plus originaux de notre époque, à mon humble sens du moins, et en admettant les circonstances atténuantes d'usage... !

J'ai donc carrément formulé ma Loi :

« *C'est par* (+) *et par* (—), *à partir d'un primogéniteur* (o) *que s'évaluent manifestement les variations morphogéniques* ».

§. — Ne pouvant pas ici, je le répète, intercaler la description propre des nombreux faits que je recueille depuis des années, je dois m'en tenir à une énumération laconique, juste ce qu'il faut pour ne pas laisser croire au lecteur que j'ai tout construit à l'aide des idées seules... !

Premier faisceau de documents. — Loi de la variation des organes en série (vertèbres et dents). Le type qualifié de « normal » est toujours intermédiaire entre les variations signalées, A + n, A — n.

Deuxième faisceau. — Loi des variations de la masse cor-

porelle. J'en ai fait l'objet d'une petite science nouvelle, sous le nom d' « hétérométrie ». — Le type vulgairement reconnu *normal* est de masse intermédiaire M, et l'on a sensiblement la gamme ci-dessous :

$$\left(\frac{3}{2}\right)^{-3} M ; \left(\frac{3}{2}\right)^{-2} M ; \left(\frac{3}{2}\right)^{-1} M ; \left(\frac{3}{2}\right)^{0} M ; \left(\frac{3}{2}\right)^{1} M ; \left(\frac{3}{2}\right)^{2} M ; \left(\frac{3}{2}\right)^{3} M.$$

Troisième faisceau. — Loi de la variation des surfaces. — J'en ai fait un Paragraphe important et complètement distinct, sous le nom d' « Alloïdisme ». — Dans le Proto-type universellement soupçonné par les observateurs de toutes sortes (peintres, dessinateurs, statuaires, savants), les profils sont rectilignes, les enveloppes sont à courbure *nulle* (*o*) c'est-à-dire planes, cylindriques ou coniques. Les Races et sous-races de l'Espèce divergent bilatéralement, soit par des enveloppes à courbure *positive* (+), c'est-à-dire sphériques, ovoïdes, convexes ; soit en des profils inverses de la busquûre, c'est-à-dire camards, ensellés, panards, cambrés, campés..... La courbure des enveloppes y est décidement *négative* (—).

Quatrième faisceau. — Loi de la variation des lignes. — C'est mon chapitre de l' « Anamorphose ». Tous les auteurs ont reconnu un Canon de Proportions, soit relatif à l'homme, soit relatif au cheval.

Ce type bien proportionné (*médioligne*) est précisément à égale distance du type étiré (+) et du type refoulé (—) ; c'est-à-dire le zéro (*o*) du groupe.

Le « trimorphisme diamétrique », comme je l'appelle encore, est une des observations qui ont le plus frappé M. Giard, lors de l'apparition de mon livre sur les *Méthodes de Reproduction*. (Voy. *Loc. cit.* p. 157).

Cinquième faisceau. — Loi de la variation du Port des Cornes chez les Bovins. J'ai établi sur de nombreuses observations

que le *Bos Taurus* de CUVIER étant pris comme Archetype, nous avons pour celui-ci des Cornes en Lyre zénithale perpendiculairement attachées sur un crâne à profil plan (*o*). Mais nous avons, d'un côté, les Bœufs à profil sortant (+) dont les cornes sont rejetées en arrière, et de l'autre côté les bœufs à face camuse et à front creux (—) dont les cornes sont ramenés en avant. — La corrélation est frappante et la Loi de l'Alloïdisme en est confirmée.

Sixième faisceau. — Loi de la variation des Poils. — On peut aller graduellement du cheveu rubané du Nègre au cheveu droit, dur et cylindrique du Chinois. Il est admis aujourd'hui que le cheveu de l'Hellène (indo-européen) est le point de départ le plus probable de la variation crépue (—) et de la variation ithytrique (+). La chevelure bouclée (euplocame) convient d'ailleurs au type humain placé au zéro (*o*) de toutes les autres variations. — Remarques concordantes sur les chiens et les bêtes ovines. (R. BARON).

Septième faisceau. — Loi du PARACHROÏSME ou des variations bilatérales du *blond* ou du *brun*. — J'ai cherché et presque toujours trouvé, dans toutes les espèces animales un peu polymorphes, les grands blonds Dolichocéphales (+) et les petits bruns brachycéphales (—) du groupe considéré. Je fais actuellement de cette question du Parachroïsme le complément optique de l'Anamorphose des Proportions.

§. — Je pourrais dire : « Et cætera.... » Car il m'a été possible de réunir encore d'autres faisceaux de preuves déposant toujours dans le sens de ma Loi de variation bilatérale... Mais il est entendu que je me borne aujourd'hui à des indications générales et d'ailleurs suffisantes pour une thèse. Je continue donc.

A mon avis : le type invarié (*o*), le groupe nodal de VESQUE, le fossile synthétique et prophétique d'AGASSIZ, l'Embryon indifférencié, la larve progénésique de GIARD, le métis ou l'hybride de NAUDIN... ; c'est toujours, par le fait, la *moyenne morphologique* des extrêmes ultérieurs, des types néo-formés ; l'ébauche neutre et indécise, le thème simple et un, prêt à toutes les ornementations....

Pour moi naturellement les phénomènes (réputés paradoxaux) de l'hybridation et du métissage, sont une *imagerie d'Epinal* nous offrant en raccourci l'épopée dramatique et séculaire des formes ancestrales qui s'éteignirent par usure propre ou par dislocation morphogénétique dispersive... L'hybride est stérile, parce qu'il est l'évocation fugitive d'un Archétype irrésuscitable ; le métis, suivi de sa descendance incohérente, nous présente la phylogénie condensée des races contemporaines, comme Guignol représente la Tragédie phrygienne des vieux Enfants qui sont nos Pères d'il y a 3.000 années bien révolues. Mais le philosophe y prend du plaisir, tout comme à l'audition de Peau-d'Ane..... Le microscope devient une lunette curieuse derrière laquelle l'embryogéniste apprend son Histoire universelle, pour deux sous ! ! !

§. — γ. Renouveau de Darwin par la Loi Delbœuf. — Pour la troisième fois je demande du crédit au lecteur, concernant la démonstration détaillée de ma « Loi de variation bilatérale », et je termine cette trop longue dissertation, à l'encontre de MM. Sorel et Houssay.

Ce dernier auteur que je traite si durement, sous prétexte qu'il est un ami scientifique, me pardonnera néanmoins. je l'espère, en faveur de ma fervente intention. J'abrégerai le plus possible.

J'ose donc prétendre que la sélection naturelle de Charles Darwin, compromise un instant par le zèle intempestif de Romanes, conserve toute sa fraîcheur comme idée, aussitôt que l'on veut bien songer aux conséquences de la Loi Delbœuf entendue, comme le veut Delbœuf lui-même, en postulant la Loi de la variation bilatérale simultanée.

C'est que, en effet, le grand progrès, l'énorme progrès accompli par Charles Darwin consiste doctrinalement à substituer l'Évolutionisme au Transformisme, c'est-à-dire la « Loi de la Divergence des Caractères » à l' « Échelle des Êtres ». Cela est grave.

Le Transformisme, dans la bouche ou sous la plume de gens bien au courant des choses, est une expression routinière ou un *lapsus calami* atavistique : M. Houssay, pas plus que moi, n'est transformiste ; nous sommes tous les deux, au contraire, d'ardents évolutionistes

C'est pourquoi : jusqu'à rectification expresse de M. Houssay, je refuse de m'arrêter au mot à mot de son paragraphe de la page 13 :

« Si une même forme animale a pu donner naissance à 2, 3 ou K séries d'êtres divers, il faut croire, à mon avis, que sa descendance a été soumise à 2, 3 ou K forces différentes, qui ont agi l'une sur une certaine portion de la race, l'autre sur une autre ; mais il paraît difficile d'admettre que tous ces effets soient le résultat d'une seule cause agissant sur des individus pareils » (Houssay).

La profession de foi est certes d'une netteté décourageante pour moi qui me donne ici la tâche de soutenir que M. Houssay articule là une proposition infidèle au fond de sa pensée ? ?

Toute rhétorique à part, est-il bien sûr qu'il ne reviendra pas sur son texte, en lisant la déclaration de guerre si courtoise que je rédige à mon tour ?

Eh bien ! Non. Non. Non. — Ce *linéarisme uni directionnel* n'est pas harmonique avec tout ce que nous avons appris depuis Telliamed, voire même depuis Lamarck. — Ce sera mon mot de la fin.

Le transformisme fin-de-siècle, d'il y a un siècle, reposait sur une embryogénie grossière, j'allais dire « embryonnaire » .....

La grande idée que le développement de l'Individu répète *grosso modo* le développement de l'Espèce, cette grande idée-là était trouvée.... Mais grâce à quoi ? — Grâce à une *double erreur* portant et sur l'Ontogénèse et sur la Phylogénèse. Cela faisait compensation.

Il a fallu à peu près 50 ans, depuis lors, pour faire la double rectification et dire aux gens d'aujourd'hui : « aucune *espèce* actuellement *spécifiée* ne peut donner naissance à d'autres espèces du même degré de *spécification*. Phylogénique ou ontogénique, le processus marche du moins défini au plus défini ; il n'y a pas transmutation sérielle, il y a passage du général au particulier, singularisation de l'Universel... etc.

L'Espèce sort du Genre et ne peut donner ultérieurement que des Races. » — [R. Baron].

La divergence des caractères, ou mieux encore : la Caractérisation croissante des types irradiés du même archétype nodal, voilà la systématique de l'avenir ! Si la loi de variation bilatérale simul-

tanée n'est pas à la hauteur des faits, on l'élargira et le symbole de (—) (*o*) (+) cédera la place au symbole de $\alpha \pm \beta \sqrt{-1}$; ce qui veut dire que moi-même tout le premier je suis prêt à tout événement.... Je me sens encore assez plastique, assez variable, assez génétique pour concevoir que les variations autour du prototype sont périphériquement évoluantes dans un Espace à $(n + 1)$ dimensions, et non pas étroitement par (+) et par (—), *sicut dictum est.*

Ce que nous soupçonnons, à l'heure présente, n'arrive probablement pas à la cheville de ce que nous soupçonnerons l'année prochaine (?). Car une Loi d'Évolution intérieure venant à être postulée, il n'y aurait même plus un grand intérêt immédiat à établir la contemporanéité toute juste des formations amorcées dans tous les sens $(+1)$, (-1), $(+\sqrt{-1})$, $(-\sqrt{-1})$, ou encore plus divaguées...

L'idée sérieuse, c'est que ces amorcements toujours *excentriques*, à partir du centre (*o*) sont organiquement correlatifs, par suite d'une prédisposition vraiment originelle. Les facteurs qualifiés « externes » interviennent ensuite tout comme des AGENTS qui tombent de service ce jour-là. La sélection naturelle est enfin la « mesure facilitatrice » grâce à laquelle le théâtre des opérations évolutives, le champ de manœuvre des évolutions opératoires se trouve débarrassé des gêneurs de toutes sortes, depuis le plus simple badaud jusqu'au malfaiteur de la pire espèce...

§. — Plus on réfléchira sur cette immense question, plus on sentira le besoin d'amener à composition tous les disciples des vieux Maîtres de l'Histoire Naturelle vraiment *historique* et vraiment *naturaliste :* L'un fournira la conception de l'Influence des Milieux, l'autre fournira la conception de l'Influence des Habitudes, le troisième songera au Triage des sujets d'Élite, le quatrième suggérera l'isolation géographique, le cinquième insinuera une force sourde, constante ou périodique, d'écartement morphologique mutuel des descendants issus d'un même prototype... les autres ajouteront encore quelque chose, ne fût-ce que des Équations passables de ce que l'on croit avoir dit de précis sur tout cela...

Ces derniers, d'après un mot humoristique de Paul Bert, ne seront peut-être que des « Emballeurs ! » Mais il ne faut pas oublier qu'on en vient tôt ou tard à emballer toutes les marchandises...

C'est une preuve qu'elles sont bonnes pour être livrées à la consommation.

Alfort, 15 Août 1892.

LISTE
DES ALGUES MARINES ET D'EAU DOUCE RÉCOLTÉES JUSQU'A CE JOUR EN ALGÉRIE,

PAR

F. DEBRAY,

Docteur ès-Sciences,
Professeur à l'École des Sciences d'Alger.

La liste qui va suivre est bien incomplète ; l'étendue de la région embrassée ne permettra qu'après de longues recherches et de nombreux voyages d'en faire disparaître les lacunes. Il m'a paru cependant utile de la publier pour étendre les données de géographie botanique fournies par le travail que vient de publier M. Bornet sur les algues du Maroc (1). Pour permettre au lecteur la comparaison plus facile entre ces deux flores, j'ai suivi le plus exactement possible l'ordre adopté dans ce dernier travail.

Ce catalogue comprend les espèces antérieurement signalées, ainsi que celles dont j'ai constaté la présence. Les algues dont les noms ne sont précédés d'aucun signe spécial ont été déjà mentionnées et décrites par Montagne dans l'exploration scientifique de l'Algérie ; il a été utile pour certaines d'entre elles de modifier le

(1) Les algues de P. K. A. Schousboe récoltées au Maroc et dans la Méditerranée, déterminées par Ed. Bornet in *Mémoires de la Société nationale des Sciences naturelles et mathém. de Cherbourg*, T. XXVIII, 1892.

nom qu'elles portaient dans cet ouvrage, pour les placer dans d'autres genres auxquels elles ont été reconnues depuis appartenir ou de supprimer celles qui n'étaient que des formes d'autres espèces déjà mentionnées. Les algues non citées par MONTAGNE et indiquées par PICCONE (1) comme provenant de quelques dragages faits par la croisière du « Corsaro » sur la côte d'Algérie seront désignées par une croix (+). Enfin, celles que j'ai trouvées moi-même et qui n'y avaient pas encore été signalées, à ma connaissance, ont leur nom précédé d'un astérisque (*).

Je dois ici exprimer mes remercîments à M. BORNET qui a bien voulu me secourir pour les déterminations incertaines, et à M. GOMONT, qui m'a rendu le même service en ce qui concerne les Homocystées.

Alger, 25 Novembre 1892.

MYXOPHYCEÆ STIZENB.

COCCOGONEÆ THUR.

CHROOCOCCACEÆ RAB.

* *Merismopedia glauca* NÆG.
* *Chroothece Richteriana* HANSG.
* *Aphanocapsa pulchra* RABENH.
* — *brunnea* NÆG.
— *cruenta* HANSG.

CHAMÆSIPHONACEÆ BORZI.

* *Dermocarpa prasina* BORNET.

(1) PICCONE. Alghe della crociera del « Corsaro » alle Azzore in *Nuovo Giornale botanico italiano*, T. XXI.

HORMOGONEÆ Thur.

HOMOCYSTEÆ Born. et Flah.

LYNGBIEÆ Ktz.

* *Oscillatoria Leptotricha* Ktz.
— *subfusca* Vauch.
* — *Corallinæ* Gomont.
— *princeps* Vauch.
— *papyrina* Bory.
— *limosa* Ag.
* — *caldariorum* Hauck f. *major* Gomont.
* — *tenuis* Ag.
— *tenuis* var. *viridis* Rabenh.
* *Spirulina Thuretii* Cr.
* — *labyrinthiformis* Menegh.
* *Lyngbia polychroa* Menegh.
* — *majuscula* Harv.
* — *semiplena* J. Ag.
— *mauritanica* Mont.
* *Symploca hydnoides* Kutz.
* — *muscorum* Gomont.
* *Phormidium nigrescens* Gomont = *Osc. nigrescens* Bory.
* — *favosum* Gomont = *Osc. favosa* Bory.
* — *subtilissimum* Gomont.
* — *subuliforme* Gomont.
* — *corium* Ktz.
* — *Joannianum* Ktz.
— *uncinatum* Gomont = *Oscill. uncinata* Ag.
* — *uncinatum* f. *australis* = *Osc. australis* Ag.
— *antliarium* Gomont = *Osc. Antliarium* Mertens.
* — *antliarium* f. *major* Gomont.
* — *antliarium* f. *genuina* Gomont.

VAGINARIEÆ GOMONT.

* *Schizothrix lardacea* GOM.
* *Hydrocoleum lyngbiaceum* KTZ.
* — *glutinosum* KTZ.
* *Sirocoleum Kurzii* GOMONT = *Microcoleus penicillatus* THUR.
* *Microcoleus paludosus* KÜTZ.
* — *vaginatus* GOMONT.

HETEROCYSTEÆ HANSG.

NOSTOCEÆ KUTZ.

* *Nostoc muscorum* BORN. et FLAH.
* — *commune* VAUCH.
— *verrucosum* VAUCH.
* — *parmelioides* KTZ.
Anabæna variabilis KTZ.
* *Cylindrospermum majus* KTZ.
* — *licheniforme* KTZ.

RIVULARIACEÆ RABENH.

Calothrix Contarenii BORN. et FLAH.
* — *crustacea* THUR.
* — *parietina* THUR.
* — *thermalis* HANSG.
* *Dichothrix Nordstedtii* BORN. et FLAH.
* *Isactis plana* THUR.
* *Rivularia hæmatites* AG.
— *atra* ROTH.
* — *mesenterica* BERK.
* — *polyotis* BORNET et FLAHAUT.
— *Duriæi* MONT.
* *Brachytrichia balani* BORN. et FLAH.

SCYTONEMACEÆ RABENH.

Hassalia byssoidea BERK.

CHLOROSPERMEÆ HARV.

CONFERVOIDEÆ AG.

* *Œdogonium curvum* PRINGSH.
* — *obsoletum* WITTR.
* — *crispum* WITTR.
* — *diplandrum* JURANYI.
* — *Lundellii* WITTR.
* — *cardiacum* WITTR.
* — *Pringsheimii* CRAMER
— *vesicatum* LINK.
Bulbochaete setigera AG.
* *Sphaeroplea annulina* AG.
Phyllactidium arundinaceum MONT.
Ulva lactuca L.
— — f. *rigida* (AG.).
— — f *latissima* (L.).
— *fasciata* DEL.
* *Enteromorpha intestinalis* L.
— *compressa* L.
— *linza* J. AG.
* — *clathrata* AG.
— — f. *uncinata* GREV
* *Ulothrix tenerrima* KTZ.
* — *flaccida* KTZ.
* — *zonata* KTZ.
* — *implexa* KTZ.
* *Chlorotylium cataractarum* KTZ.

Chlorotylium mammiforme Ktz.
Conferva verrucosa Ag.
* *Chaetophora endiviaefolia* Ag.
Draparnaldia plumosa Ag.
* — *glomerata* Ag.
* *Stigeoclonium longipilus* Ktz.
* — *flagelliferum* Ktz.
* — *subuligerum* Ktz.
Chaetomorpha aerea Ktz.
* *Rhizoclonium linum* Thur.
— — f. *chloroticum* = *Chaetomorpha chlorotica* Mont.
Rhizoclonium capillare Ktz. = *Chaetomorpha tortuosa* Ktz.
* — *riparium* Harv.
— *Kochianum* Ktz.
* *Cladophora sericea* Ktz.
— *fracta* Ktz.
— *fracta* f. *marina* Hauck.
* — *hamosa* Ktz.
— *glomerata* Ktz.
— *prolifera* Ktz.
— *pellucida* Ktz.
— *Hutchinsiæ* Harv.
* — *utriculosa* Ktz.
— *lepidula* Mont.
Ægagropila repens Ktz.
Anadyomene stellata Ag.
Valonia utricularis Ag.

SIPHONEÆ.

Vaucheria sessilis Dc.
— — var. *cæspitosa* Dc.
— — var. *ornithocephala* Ag.
— *pachyderma* Walz.
— *dichotoma* Lyngb.

* *Vaucheria synandra* Wor.
* — *geminata* Dc.
* — — var. *racemosa* Walz.
* — *terrestris* Lyngb.
* — *de Baryana* Wor.
* — *piloboloides* Thur.
Dasycladus clavaeformis Ag.
Derbesia tenuissima Cr.
— *Lamourouxii* Sol.
* *Bryopsis disticha* Ag.
* — — f. *caudata* (Ktz.).
* — *plumosa* Ag.
— *muscosa* Lamx.
* — *myura* J. Ag.
* — *cupressoides* Lamx.
Caulerpa prolifera Lamx.
Codium adhærens Ag.
— *bursa* Ag.
— *tomentosum* J. Ag.
— *elongatum* Ag.
Udotaea Desfontainii Dec.
Halimeda tuna Lamx.
Acetabularia mediterranea Lamx.
* *Phyllosiphon Arisari* Just.

PROTOCOCCOIDÉES.

* *Pleurococcus vulgaris* Menegh.
* *Palmella mucosa* Kutz.
* — *stigeoclonii* Cienk.
* — *uvaeformis* Ktz.
* *Glæocystis Clementi* Rabenh.
* *Rhaphidium polymorphum* Fresen.
* — *minutum* Næg.
* *Dactylococcus infusionum* Næg.
* *Scenedesmus quadricauda* Breb.

* *Scenedesmus obtusus* MEYEN.
* *Pediastrum tetras* RALFS.
* — *Boryanum* MENEGH.
Hydrodictyon utriculatum ROTH.
Tetraspora lubrica AG.
* *Hematococcus lacustris* GIROD.
* *Gonium pectorale* MÜLLER.
* *Paudorina morum* BORY.
* *Eudorina elegans* EHRB.
* *Halosphaera viridis* SCHMITZ.

CONJUGATÆ.

* *Mougeotia calcarea* WITTR.
* *Zygnema chalybeospermum* HANSG.
* — *melanosporum* LAGERH.
— *stellinum* AG.
— *ericetorum* KTZ.
* *Spirogyra Weberi* PETIT.
* — *Grevilleana* KTZ.
* — *gracilis* KTZ.
* — *catenaeformis* KTZ.
* — *varians* KTZ.
* — *affinis* P. PETIT.
* — *condensata* KTZ.
— *elongata* KTZ.
— *decimina* KTZ.
— *nitida* LINK.
* — *setiformis* KTZ.
* *Closterium acerosum* EHRB.
* — *lanceolatum* KTZ.
* — *Pritchardianum* ARCHER.
* — *Ehrenbergii* MENEGH.
* — *Jenneri* RALFS.
* — *moniliferum* EHRB.
* — *intermedium* RALFS.

* *Closterium acutum* Breb.
* — *linea* Perty.
* *Penium closterioides* Ralfs.
* *Cosmarium Nymannianum* Grun.
* — *Gotlandicum* Wittr.
* — *bioculatum* Breb. ?
* — *botrytis* Menegh.
* — *ochtodes* Nordst.
* — *nitidulum* de Notar.
* — *leiodermum* Gay.
* *Calocylindrus curtus* de Bary.
* *Staurastrum punctulatum* Breb.

BACILLARIEÆ.

Coscinodiscus argus Ehrenb.
— *excentricus* Ehrenb.
— *radiatus* Ehrenb.
Actinocyclus biternarius Ehrenb.
— *septenarius* Ehrb.
— *nonarius* Ehrb.
— *denarius* Ehrb.
— *undenarius* Ehrb.
— *duodenarius* Ehrb.
— *quindenarius* Ehrb.
Actinoptychus senarius Ehrb.
— *octonarius* Ehrenb.
Amphora ovalis Ktz.
Cocconeis mediterranea Ktz.
Rhoicosphenia curvata Grun.
Diatoma vulgare Bory.
— *vitreum* Ktz.
Synedra lunaris Ehrb.
— *splendens* Ktz.
Homœocladia martiana Ag.
Navicula algeriensis Mont.

Gomphonema subramosum Ag.
Podosphenia Juergensii Ktz.
Grammatophora marina Ktz.
— *angulosa* Ehrb.
— *africana* Ehrb.
Rhabdonema adriaticum Ktz.
* *Isthmia enervis* Ehrb.
Biddulphia pulchella Gray.
Amphitetras antediluviana Ehrb.
Dictyocha speculum Ehrb.
— *aculeata* Ehrb.
— *fibula* Ehrb.

FUCOIDEÆ.

DICTYOTEÆ.

Dictyota dichotoma Lamour.
— — var. *implexa* J. Ag.
— — var. *spiralis* (Mont) Bornet.
— *fasciola* Lamour.
Taonia atomaria J. Ag.
Padina pavonia Gaill.
Zonaria Tournefortii Mont.
Dictyopteris polypodioides Lamour.

PHOEOSPORÆ.

Zanardinia collaris Cr.
Cutleria adspersa De Not.
Nereia filiformis Zan.
Carpomitra Cabreræ Ktz.
Sporochnus Gaertnera Ag.

* *Liebmannia Leveillei* J. Ag.
* *Mesogloia griffithsiana* Grev.
* — *mediterranea* J. Ag.
* *Castagnea mediterranea* Bornet.
* *Myriactis pulvinata* Ktz.
* *Giraudya sphacelarioides* Derb. et Sol.
Halopteris filicina Ktz.
Cladostephus verticillatus J. Ag.
Sphacelaria cirrhosa Ag.
* — *tribuloides* Menegh.
— *scoparia* Lyngb.
* *Ralfsia verrucosa* J. Ag.
* *Myrionema vulgare* Thur.
* *Ectocarpus Battersii* Born. ?
* — *irregularis* Ktz.
* — *simplex* Cr.
— *Lebelii* Cr.
* — *globifer* Ktz.
— *siliculosus* Lyngb.
* — *confervoides* Le Jol.
* — *fasciculatus* Harv.
* *Phyllitis fascia* Ktz.
Scytosiphon lomentarium Endl.
Colpomenia sinuosa Derb. et Sol.
Hydroclathrus cancellatus Bory.
Phyllaria reniformis Rostaf.
— *purpurascens* Rostaf.

TILOPTERIDEÆ

* *Haplospora Vidovichii* Born.

FUCACEÆ.

Fucus vesiculosus L.
Cystoseira concatenata Ag.

Cystoseira ericoides Ag.
— *amentacea* Bory.
— *selaginoides* Nacc.
— *crinita* Duby.
— *discors* Ag.
— *Hoppii* Ag.
— *barbata* Ag.
— *abrotanifolia* Ag.
— *sedoides* Ag.
— *Montagnei* J. Ag.
— *opuntioides* Bory.
Sargassum salicifolium Mont.
— *vulgare* Ag.
— *linifolium* Ag.
— *megalophyllum* Mont.

FLORIDEÆ.

PORPHYREÆ

* *Goniotrichium elegans* Zan.
Erythrotrichia Boryana Berth.
Bangia fusco-purpurea Lyngb.
Porphyra laciniata Ag.
* — *leucosticta* Thur.

NEMALIONINÆ Schmitz.

LEMANEACEÆ Schmitz.

* *Lemanea annulata* Ktz.
* — *catenata* Sirodot.
Sacheria fluviatilis Sirodot.

HELMINTHOCLADIACEÆ SCHMITZ.

Batrachospermum moniliforme ROTH.
— — var. *atrum* HARVEY.
* *Chantransia virgatula* THUR.
— *secundata* THUR.
* — *Saviana* ARD.
Nemalion lubricum DUBY.
Liagora viscida AG.
— *distenta* LAMOUR.

CHAETANGIACEÆ SCHM.

Scinaia furcellata BIV.

GELIDIACEÆ SCHM.

Caulacanthus ustulatus KTZ.
Gelidium crinale LAMOUR.
* — *pusillum* LE JOL.
— *pulvinatum* AG.
— *nitidum* AG. (?)
* — *latifolium* BORN. et THUR.
— *pectinatum* MONT.
— *sesquipedale* THUR.
— *attenuatum* THUR.
Pterocladia capillacea BORN.

GIGARTININÆ SCHM.

GIGARTINACEÆ SCHM.

Gigartina acicularis LAMOUR.
— *pistillata* STACKH.

Phyllophora nervosa GREV.
— *heredia* J. AG.
— *palmettoides* J. AG. var. *nicaensis* J. AG.
Gymnogongrus Griffithsiæ MART.
— *norvegicus* J. AG.
Callymenia reniformis J. AG.
— *Requienii* J. AG.
+ * — *microphylla* J. AG.

RHODOPHYLLIDACEÆ.

Rissoella verruculosa J. AG.
* *Catenella opuntia* GREV.
Rhodophyllis bifida KTZ.

RHODYMENINÆ SCHM.

SPHÆROCOCCACEÆ SCHM.

Sphærococcus coronopifolius AG
Gracilaria confervoides GREV.
— — var. *procerrima* BORNET.
— *armata* J. AG.
— *compressa* GREV.
— *corallicola* ZAN.
— *divergens* J. AG.
* *Calliblepharis ciliata* KTZ.
— *jubata* KTZ.
Hypnæa musciformis LAMOUR.

RHODYMENIACEÆ SCHM.

+* *Gloiocladia furcata* J. AG.
Fauchea repens MONT.
Rhodymenia palmetta GREV.

Cordylecladia conferta MONT.
— *heteroclada* MONT.
Sebdenia Monardiana BERTH.
Chrysymenia ventricosa J. AG.
* — *chiajeana* MENEGH.
— *uvaria* J. AG.
Lomentaria articulata LYNGB.
* — *clavellosa* GAILL.
— *firma* BORNET.
* *Champia parvula* HARV.
Chylocladia mediterranea J. AG. (= *Lom. clavata* J. AG. = *Gastr. salicornia* KTZ).
Chylocladia Kaliformis HOOK.
Plocamium coccineum LYNGB.

DELESSERIACEÆ SCHM.

Nitophyllum punctatum HARV.
+ — *carybdoeum* BORZI.
* — *uncinatum* J. AG.
— *laceratum* GREV.
Delesseria hypoglossum LAMOUR.
— — f. *penicillata* ARD.
— *ruscifolia* LAMOUR.
Tænioma perpusillum J. AG.

BONNEMAISONIACEÆ SCHM.

Bonnemaisonia asparagoides AG.

RHODOMELACEÆ SCHM.

Laurencia obtusa LAMOUR.
* — *cæspitosa* LAMOUR.
— *pinnatifida* LAMOUR.
— *papillosa* GREV.

Vidalia volubilis J. Ag.
Rytiphlœa tinctoria Ag.
Halopithys pinastroides Ktz.
* *Chondria Boryana* Bornet.
— *dasyphylla* Ag.
* — *coerulescens* (Crouan).
Digenea simplex Ag.
Alsidium corallinum Ag.
Polysiphonia rigens J. Ag.
— *sertularioides* J. Ag.
— *subulata* J. Ag.
— *vestita* J. Ag. ?
— *elongata* Spreng.
* — *spinulosa* Grev.
— *flocculosa* Endl.
— *flexella* J. Ag.
* — *furcellata* Harv.
* — *thuyoides* Ktz.
— *fruticulosa* Spreng.
* — *opaca* Zan.
— *Schousboei* Thur.
— *pennata* Zan.
— *complanata* J. Ag.
* — *tenella* J. Ag.
— *secunda* Mont.
* *Dasya squarrosa* Zan.
— *plana* Ag.
* — *ocellata* Harv.
— *sanguinea* Mont.
— *elegans* Ag.
— *arbuscula* Mont.

CERAMIACEÆ Schm.

* *Sphondylothamnium multifidum* Næg.
* *Spermothamnium Turneri* Aresch.
* — *roseolum* Pringsh.
* — *barbatum* Næg.

* *Spermothamnium capitatum* Bornet.
Griffithsia Schousboei Mont.
— *opuntioides* J Ag.
* — *setacea* Ag.
— *Duriæi* Mont. (?)
Halurus equisetifolius Ktz.
Bornetia secundiflora Thur.
* *Monospora pedicellata* Sol.
* *Pleonosporium Borreri* Næg.
* *Rhodochorton membranaceum* Magnus
* *Callithamnium tetragonum* Ag.
— *granulatum* Ag.
* *Plumaria Schousboei* Schm.
* *Antithamnium cruciatum* Næg.
— *plumula* Thur.
* *Crouania attenuata* J. Ag.
* *Spyridia filamentosa* Harv.
— *aculeata* Kütz.
* *Ceramium nodosum* Harv.
* — *gracillimum* Griff. et Harv.
* — *circinatum* J. Ag.
* — *strictum* Grev. et Harv.
— *diaphanum* Roth.
— *rubrum* Ag.
* — *echionotum* J. Ag.
— *ciliatum* Ducl.
* — *flabelligerum* J. Ag.
— *clavulatum* Ag.
Microcladia glandulosa Grev.

CRYPTONEMINÆ Schm.

GRATELOUPIACEÆ Schm.

Halymenia floresia Ag.
— *cystophora* Mont.

Grateloupia aichotoma J. Ag.
— *filicina* Ag.
Cryptonemia lomation J. Ag.

NEMASTOMACEÆ Schm.

Platoma cyclocolpa Schm.
* — *marginifera* Schm.
Schizymenia Dubyi J. Ag.
— *marginata* J. Ag.
* *Nemastoma dichotoma* J. Ag.

RHIZOPHYLLIDACEÆ.

Rhizophyllis squamariæ Ktz.
* *Contarinia peyssonnelliæformis* Zan.

SQUAMARIACEÆ Schm.

* *Cruoriella armorica* Cr.
+ * *Peyssonnellia rubra* J. Ag.
— *squamaria* Dec.
* — *Dubyi* Cr.
+ — *Harveyana* Cr.
* — *adriatica* Hauck ?
* — *polymorpha* Schm.
* *Hildenbrandtia prototypus* Nardo.
* — *rivularis* J. Ag.

CORALLINACEÆ Decnè.

Melobesia membranacea Lamour.
* — *farinosa* Lamour.
— *pustulata* Lamour.
* — *Notarisii* Duf.

* *Lithophyllum Lenormandi* Ros.
* — *cristatum* Menegh
* — *lichenoides* Rosan.
+ * — *expansum* Phil.
* — *agariciforme* (Pall).
* *Lithothamnion polymorphum* Aresch.
* — *papillosum* Zan.
+ * — *mamillosum* Hauck.
+ * — *crassum* Phil.
+ * — *fasciculatum* Link.
+ * — — var. *ramulosum* Phil.
Amphiroa fragilissima Zan.
— *Beauvoisii* Lamour.
* — *cryptarthrodia* Zan.
* — *verruculosa* Ktz.
— *rigida* Lamour.
Corallina officinalis L.
* — *mediterranea* Aresch.
— *granifera* Ell. et Sol.
— *corniculata* L.
— *rubens* L.
— *longifurca* Zan.
— (*Jania*) *adhaerens* (Lamour).

SUR LE

LEPIDOSTEUS SUESSONIENSIS,

PAR

LOUIS DOLLO,

Conservateur au Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique,
à Bruxelles.

I. Introduction. — Occupé, depuis quelque temps déjà, à préparer une description du crâne du Champsosaure, qu'accompagnera une ostéologie comparée du crâne des Rhynchocéphaliens vivants et fossiles, je me vois, pour alléger l'historique de mon mémoire, dans la nécessité de traiter à part la question de savoir si, comme on l'a affirmé (1), le *Lepidosteus Suessoniensis* est bien un Champsosaure (= Simœdosaure) (2). C'est ce que je vais examiner ici.

(1) V. Lemoine. Étude sur les caractères génériques du Simœdosaure, reptile nouveau de la faune cernaysienne des environs de Reims. Reims, 1884, p. 7.

(2) Je tiens pour acquise l'égalité : *Champsosaurus*, E. D. Cope, 1876 = *Simœdosaurus*, P. Gervais, 1877, que j'ai établie ailleurs. Voir, à cet égard :

— L. Dollo. Première note sur le Simœdosaurien d'Erquelinnes. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.* 1884. Vol. III, p. 151.

— V. Lemoine. Sur les analogies et les différences du genre Simœdosaure, de la faune cernaysienne des environs de Reims, avec le genre Champsosaure d'Erquelinnes. *Comptes rendus Acad. Sc. Paris.* 1885. Vol. C, p. 753.

— V. Lemoine. Nouvelle note sur le genre Simœdosaure, de la faune cernaysienne

II. Historique. — 1. **1848-52.** Dans la première édition de la *Zoologie et paléontologie françaises* (1), Paul Gervais décrit, sous le nom de *Lepidosteus Suessoniensis*, des fragments de mâchoires armées de leurs dents, entières ou brisées. Ces fragments provenaient des *Lignites du Soissonnais* (Éocène inférieur). Ils sont, aujourd'hui, au Muséum de Paris.

Gervais, qui n'a pas eu les vertèbres correspondantes, n'est pas absolument sûr qu'il s'agisse, là, d'un véritable *Lepidosteus* et fait ses réserves à cet égard.

des environs de Reims, à propos de récentes publications de MM. Cope et Dollo sur le genre Champsosaure. Reims, 1885.

— L. Dollo. Sur l'identité des genres *Champsosaurus* et *Simœdosaurus*. *Rev. Quest. Scient.* (Soc. scient. Brux.). Bruxelles, 1885. Vol. XVII, p. 617.

— V. Lemoine. Lettre sur l'identité des genres *Champsosaurus* et *Simœdosaurus* *Rev. Quest. Scient.* (Soc. scient. Brux.). Bruxelles, 1885. Vol. XVIII, p. 223.

— L. Dollo. Réponse à une lettre de M. V. Lemoine sur l'identité des genres *Champsosaurus* et *Simœdosaurus*. *Rev. Quest. Scient.* (Soc. scient. Brux.). Bruxelles, 1885. Vol. XVIII, p. 226.

— V. Lemoine. Nouvelle lettre sur l'identité des genres *Champsosaurus* et *Simœdosaurus*. *Rev. Quest. Scient.* (Soc. scient. Brux.). Bruxelles, 1886. Vol. XIX, p. 189.

— L. Dollo. Réponse à une nouvelle lettre de M. V. Lemoine sur l'identité des genres *Champsosaurus* et *Simœdosaurus*. *Rev. Quest. Scient.* (Soc. scient. Brux.). Bruxelles, 1886. Vol. XIX, p. 192.

— V. Lemoine. Sur la présence du Simœdosaure dans les couches éocènes inférieures de Sézanne. *Bull. Soc. géol. France.* Paris, 1885-86. Vol. XIV, p. 21.

— L. Dollo. Observations à propos de la communication de M. V. Lemoine : Sur la présence du Simœdosaure dans les couches éocènes inférieures de Sézanne. *Bull. Soc. géol. France.* Paris, 1885-86. Vol. XIV, p. 95.

M. V. Lemoine, on ne l'ignore pas, repousse énergiquement, l'identification des genres *Champsosaurus* et *Simœdosaurus*.

Or, sait-on qui a *proposé* (je ne dis pas reconnu), le premier, cette identification ?

Ce n'est pas M. E. D. Cope (1883), comme je le croyais autrefois (L. Dollo. Première note, etc., p. 152), mais M. V. Lemoine lui-même, à la suite de la visite du naturaliste de Philadelphie :

« Ainsi, le Simœdosaure (*Champsosaurus*, Cope) se retrouve en Amérique, mais associé à des Dinosauriens..... » (V. Lemoine. Recherches sur les Oiseaux fossiles des terrains tertiaires inférieurs des environs de Reims. Reims, 1878, p. 7).

Pour quels motifs M. V. Lemoine a-t-il changé d'avis, pourquoi est-il, maintenant, si opposé à sa première opinion ? Le désir d'expliquer ses erreurs par des différences génériques n'est peut-être pas étranger à cette évolution.

(1) P. Gervais. Zoologie et paléontologie françaises. Paris, 1848-52. Vol. II. Explication des planches LII à LXVI, p. 4.

Quant à la dentition, voici ce qu'il en dit :

« Les dents de la plus forte dimension sont coniques, semblables, par leur forme générale, à celles de certains Crocodiles et marquées de fortes stries verticales. Leur couronne est longue de 0^m 012. Elles sont distantes les unes des autres de 0^m 015 environ. Elles ne sont pas implantées dans des alvéoles, ce qui les fait aisément distinguer de celles des Crocodiliens. Indépendamment de ces dents, il y en a de plus petites, comme chez les Lépidostés, et celles-ci sont sur plusieurs rangées irrégulières. Elles paraissent n'avoir pas eu plus de 1 ou 2 millimètres de hauteur. Leur forme était conique, et leur position, essentiellement rapprochée du bord externe des maxillaires, comme elles le sont aussi dans les plus petites dents des Lépisdostés de nos collections. Il n'y avait probablement pas, dans l'espèce fossile, les rugosités dentiformes que l'on voit sur le palais de l'espèce ordinaire.

« La portion de maxillaire inferieur que nous avons figurée sous les n°s 4 et *4a* comprend le commencement de l'apophyse coronoïde, un peu de la région angulaire et le commencement de la branche dentaire ; elle a une longueur de 0^m 060. Les dents y sont régulièrement réparties sur deux rangées, qui répondent à la rangée simple des Lépidostés. Les granulations dentiformes externes que l'on voit chez ce dernier manquent à la pièce fossile. Le bord inférieur de l'os est fortement rugueux : la plus grande partie de la surface existante est à peu près lisse » (1).

2. **1884.** D'autre part, M. V. Lemoine, dans son premier mémoire sur le Champsosaure (= Simœdosaure) (2), écrit ce qui suit :

« A ces trois espèces doit sans doute s'ajouter une quatrième forme se rapportant aux argiles à lignites du Soissonnais.

« Nous avons eu pendant quelque temps à notre disposition quelques fragments de *Simœdosaure* trouvés dans les environs de Dormans, en même temps que des dents de *Coryphodon*. Ces pièces nous avaient été communiquées par M. de Raincourt. C'est également du même horizon que paraissent provenir des fragments de maxil-

(1) P. Gervais. Zoologie, etc., p. 5.

(2) V. Lemoine. Étude, etc., p. 7.

laire figurés dans la paléontologie française sous le nom de *Lepidosteus Suessoniensis*.

« PAUL GERVAIS fait, du reste, une réserve absolue sur ce nom générique (1). Nous croyons qu'il s'agit bien réellement là d'une quatrième espèce de *Simœdosaure* qui nous paraît différer par la forme de ses dents des espèces des environs de Reims. Ce serait le *Simœdosaurus Suessoniensis* ».

III. CHAMPSOSAURUS (= SIMŒDOSAURUS) ET LEPIDOSTEUS SUESSONIENSIS. — Le *Lepidosteus Suessoniensis* est-il réellement un Champsosaure = Simœdosaure ? C'est ce que nous allons voir. Comparons.

1. — Mâchoire supérieure.

Lepidosteus Suessoniensis.	*Champsosaurus = Simœdosaurus.*
Une seule rangée de grandes dents en usage, séparées par de multiples rangées de *dents minuscules* également en usage.	Une seule rangée de dents, décroissant en volume d'avant en arrière, — les dents de remplacement montrant, parfois, la pointe de leur couronne à la base et à la face interne des dents en usage, — *sans* aucune intercalation de *dents minuscules* en usage, sur plusieurs rangées, entre les grandes dents.
Face externe de l'os : grêlée.	Face externe de l'os : *non* grêlée.

(1) Cela n'est pas exact. Il est vrai que, comme je l'ai rappelé plus haut, PAUL GERVAIS fit, en 1848-52, des réserves sur l'attribution du *Lepidosteus Suessoniensis* au genre *Lepidosteus*. Mais, en 1874, — donc, dix ans avant la publication du mémoire de M. V. LEMOINE, — GERVAIS ajoutait : « En décrivant le *Lepidosteus suessoniensis* dans mon Ouvrage sur les Vertébrés fossiles de la France, je disais que, comme il m'avait été impossible d'observer des vertèbres de ce Poisson, il restait encore quelques doutes sur la détermination générique que j'en proposais ; maintenant ces doutes n'existent plus..... » (P. GERVAIS. Présence du genre Lépisostée parmi les fossiles du bassin de Paris. *Comptes rendus Acad. Sc. Paris.* 1874. Vol. LXXIX, p. 846). [L. D.].

2. — **Mâchoire inférieure.**

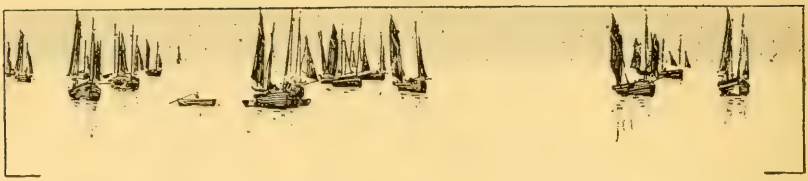
Lepidosteus Suessoniensis.	*Champsosaurus = Simœdosaurus.*
Dans la partie préservée, une rangée interne de dents plus grandes, et, *extérieurement*, une, ou plusieurs rangées de dents beaucoup plus petites.	Une seule rangée de dents, décroissant en volume d'avant en arrière, — les dents de remplacement montrant, parfois, la pointe de leur couronne à la base et à la face *interne* des dents en usage, sans dents plus petites extérieurement.
Rameau de la mandibule s'élevant en arrière, pour donner naissance à une apophyse coronoïde.	Rameaux de la mandibule *ne* s'élevant *pas* en arrière, pour donner naissance à une apophyse coronoïde.
Face externe de l'os : grêlée.	Face externe de l'os : *non* grêlée.

IV. Conclusion. — Jugeant d'après les restes qui nous ont été conservés, *Lepidosteus Suessoniensis* et *Champsosaurus = Simœdosaurus* ne présentent aucun point de ressemblance, mais ils offrent des divergences nombreuses et radicales. Donc :

1. Le *Lepidosteus Suessoniensis* n'est pas un Champsosaure = Simœdosaure ;

2. M. V. Lemoine a eu tort de confondre ce Poisson avec le remarquable Reptile découvert par M. Cope.

Bruxelles, le 6 Décembre 1891.



NOTES SUR LES ANNÉLIDES DU BOULONNAIS

PAR

JULES BONNIER.

I. — L'*OPHRYOTROCHA PUERILIS* (CLAPARÈDE ET METSCHNIKOFF) ET SON APPAREIL MAXILLAIRE.

« D'une part, on rencontre [chez les Euniciens], des mâchoires assez différentes dans un même genre; d'autre part, des mâchoires identiques paraissent fréquentes dans des genres différents. C'est là un curieux point de systématique qui devra attirer l'attention des zoologistes ».

CLAPARÈDE, *Annélides de Naples*, III, p. 388.

Planches I-IV.

L'Annélide qui fait l'objet de cette note, est un des plus petits représentants de la famille des Euniciens ; sa présence sur les côtes du Boulonnais a déjà été signalée par le Professeur GIARD dans ses notes fauniques sur le Pas-de-Calais (1), et il est facile de s'en procurer quelques exemplaires en examinant la multitude des petits êtres qui habitent, à la zone des Laminaires, dans les roches artificielles formées par les Hermelles (*Sabellaria alveolata* L.), roches qui

(1) A. GIARD, Le Laboratoire de Wimereux en 1889, *Bull. Scientif.*, T. XXII, p. 77, 1890.

donnent un aspect si caractéristique, à marée basse, à certains points des côtes du détroit. Quand on examine, après quelques heures de séjour dans un aquarium, ces blocs formés de tubes enchevêtrés, on voit grouiller vers la surface de l'eau, surtout du côté de la lumière, une quantité innombrable de petites Annélides, de Némertes, de Turbellariés, de petits Crustacés et de larves de toute espèce, parmi lesquels il n'est pas rare de voir nager rapidement un ver minuscule, mesurant à peine quelques millimètres et rendu bien visible par sa teinte d'un blanc pur sur laquelle tranche vivement, à la partie antérieure, une tache d'un noir intense. On le voit se livrer à une chasse active des êtres, presque aussi gros que lui, qui l'entourent, principalement des Copépodes, de ces *Thalestris* fortement pigmentés en brun (*T. longimana* Claus, *T. Clausi* Norman, *T. rufocincta* Norman) qui sont si fréquents dans ces mêmes parages. L'un d'eux passe-t-il à portée, on voit la tache noire de la tête de l'Annélide se déplacer, se projeter en avant d'un mouvement brusque et, à la loupe, on distingue facilement deux formidables mâchoires qui happent le crustacé. Ce ver si petit et si féroce est l'Annélide que Claparède et Metschnikoff, qui le virent pour la première fois à Naples en 1869, ont appelé *Ophryotrocha puerilis*.

A la fin de septembre dernier vint s'échouer, sur la plage de Wimereux, un bateau de pêche qui avait séjourné longtemps dans le bassin à flot du port de Boulogne et dont la coque s'était littéralement recouverte d'une couche épaisse de *Ciona intestinalis* et de bouquets touffus de *Bugula*, comme c'est d'ailleurs le sort de toutes les parties immergées des pontons, des bouées, des corps-morts, etc., qui sont à demeure dans ce bassin. De ces Ascidies et de ces Bryozoaires, placés dans un aquarium au laboratoire, sortit une quantité considérable d'*Ophryotrocha* d'âge varié, depuis des larves qui ne comptaient que quatre segments sétigères jusqu'à des adultes ovigères qui en comptaient vingt-cinq. L'examen de ces diverses formes m'a permis de rectifier et de compléter la description de ce curieux type que plusieurs naturalistes ont désigné sous des noms divers et d'observer quelques faits intéressants touchant le développement de l'appareil maxillaire, si complexe et encore si mal connu, qui a pourtant servi à caractériser les divers groupes de la famille des Euniciens.

Après avoir décrit l'animal adulte, j'étudierai l'appareil maxillaire aux différents âges pour montrer la série de ses transformations et

son mode de renouvellement ; puis je passerai en revue les diverses descriptions des auteurs qui se rapportent à ce type de façon à établir sa synonymie et son aire de dispersion.

La description que je donne ci-dessous ne concerne que la femelle adulte, car, malgré le nombre considérable d'exemplaires qui me sont passés sous les yeux, je n'ai pas été plus heureux que mes prédécesseurs et je n'ai pas trouvé un seul mâle.

Les individus les plus grands que j'ai pu me procurer comptaient 25 à 28 segments sétigères et mesuraient au plus 8 millimètres : c'étaient de petits vers d'un blanc transparent où se détachait en noir l'appareil maxillaire à la partie antérieure du corps et, sur la ligne médiane, l'intestin de couleur jaune pâle. Les deux extrémités du corps sont légèrement atténuées ; à la partie antérieure, le prostomium (Pl. I, fig. 2) est arrondi et couvert de longs poils tactiles que l'on retrouve aussi çà et là sur le reste du corps, mais beaucoup plus rares ; cette partie céphalique porte quatre petites antennes (*an*), légèrement rétractiles, ce qui les font paraître tantôt assez minces et allongées, tantôt courtes et affectant presque la forme d'un bouton ; ces antennes, qui sont placées par paires sur les parties latérales de la tête, à la face ventrale et à la face dorsale, sont garnies des mêmes poils tactiles qui recouvrent l'extrémité de la tête. Antérieurement à l'insertion de ces organes se trouve la première de ces couronnes ciliées qui ont frappé tous ceux qui ont étudié cet Eunicien qui, par ce caractère larvaire persistant chez l'adulte, a mérité le nom spécifique que lui a donné Claparède. Sous les antennes, mais seulement chez l'adulte, se trouve la deuxième couronne ciliaire ; derrière celle-ci, la face dorsale se renfle en une sorte de bourrelet, saillant sur les parties latérales, et qui porte quatre papilles tactiles couvertes de cils vibratils (*f*). C'est de chaque côté de ce bourrelet que sont situés les yeux (*œ*) qui sont formés d'un cristallin entouré à sa partie postérieure par une tache pigmentaire d'un violet foncé. Quand on observe l'animal légèrement comprimé par le couvre-objet, le bourrelet dorsal s'aplatit et recouvre les yeux qui paraissent, comme l'a remarqué Viguier, enfouis dans le premier anneau postcéphalique. La bouche (*b*), située à la partie ventrale, est placée entre le premier segment de l'archi-

podium et la tête. La région archipodiale est complètement apode : elle est formée de deux segments qui s'élargissent progressivement et qui ne présentent de remarquable que leur couronne de cils ininterrompue et située sur la partie médiane. C'est au niveau de cette région que se voit par transparence le formidable appareil maxillaire dont les parties chitineuses foncées sont comme entourées d'une auréole claire constituée par la masse musculaire du pharynx.

Avec le troisième segment apparaissent les parapodes qui sont tous semblables et ne diffèrent que par le nombre des soies qui est un peu moindre aux derniers segments du corps, les derniers formés. Ces parapodes (fig. 5) sont à peu près cylindriques, obtus, et portent à leur extrémité distale un cirre dorsal (*cd*) et un cirre ventral (*cv*) très peu visibles et presque rudimentaires. L'ensemble est maintenu par un robuste acicule (*ac*) mû par des muscles puissants et qui divise les soies en deux faisceaux : les unes, les soies dorsales (fig. 6, *d*) sont simples et légèrement aplaties à leur extrémité qui n'est pas très aigüe : elles sont au nombre de quatre au maximum ; les autres, ventrales (*v*), sont à peu près au même nombre mais elles sont composées : la partie basilaire est fendue à son extrémité qui est évasée et forme ainsi une rainure où vient s'articuler la partie distale qui est allongée et légèrement recourbée ; son bord, examiné à un fort grossissement, ne montre aucune dentelure. Sous ces soies ventrales composées, au-dessus du cirre ventral se trouve constamment une soie simple, légèrement ondulée et terminée en pointe effilée. Ces parapodes portent en plus quelques soies tactiles. Immédiatement derrière ces appendices se trouve, sur chaque segment du corps, la couronne ciliaire, dont les cils très fins sont difficiles à apercevoir quand, l'animal mort, ils ne sont plus animés de leur mouvement vibratil. C'est ce qui explique que plusieurs auteurs l'ont décrit comme interrompu sur certains points.

La partie caudale (fig. 3) porte une couronne de cils nettement marquée, puis se termine par une extrémité arrondie qui présente en son milieu, sur la partie dorsale, l'anus (*a*) bordé de cils vibratils. Elle porte deux cirres anaux, plus ou moins allongés suivant l'âge, et qui sont garnis de quelques longs poils raides. Au milieu, à la partie ventrale, est inséré un appendice médian, une languette bordée de cils vibratils qui, souvent appliquée à la face ventrale, a

échappé à plusieurs auteurs : elle est encore parfaitement développée chez l'adulte.

La figure 4 (Pl. I), qui représente une coupe à moitié schématique pratiquée à la partie médiane de l'animal et suivant son grand axe, montre clairement la disposition topographique de la partie antérieure du tube digestif. Immédiatement derrière la bouche (*b*) qui s'ouvre à la face ventrale au niveau de l'union du segment céphalique et du premier archipodial, s'ouvre une poche musculaire à contours très nets qui contient l'appareil maxillaire et qui, grâce à sa réfringence particulière et à son reflet nacré, dessine autour de cet appareil chitineux une aire plus claire, de forme régulièrement ovalaire, qui est visible au premier examen : c'est le pharynx qui s'étend jusqu'au premier segment sétigère. Nous reviendrons sur la structure de cet organe quand nous décrirons plus particulièrement les mâchoires. L'œsophage (*œ*), après avoir formé antérieurement un petit cul-de-sac qui s'avance dans le segment céphalique, se recourbe au-dessus (fig. 2 et fig. 4) de la poche pharyngienne et présente toute sa surface interne garnie de rangées plus ou moins parallèles de cils vibratils qui s'agitent sur le vivant d'avant en arrière, de façon à pousser vers l'intestin les particules alimentaires, broyées préalablement par le jeu des puissantes mâchoires. Cet œsophage, qui a la même longueur que la poche pharyngienne, débouche par un étroit pertuis qui s'avance dans la large cavité intestinale (*i*). Cette partie du tube digestif qui s'étend jusqu'à l'avant-dernier segment sétigère (Pl. I, fig. 1) est formé d'un épithélium glandulaire constitué par de longues cellules non ciliées (Pl. IV, fig. 23 à 27) et légèrement colorées en jaune clair. Il se termine par un étranglement qui s'ouvre sur le rectum (Pl. I, fig. 1 et 3, *r*) ; celui-ci est revêtu d'une épaisse couche musculaire dont on voit les saillies former des bourrelets à la surface interne et dont les fortes contractions vermiculaires ont pour but l'expulsion des matières fécales qui sortent par l'anus (*a*) situé à la face dorsale et garni de cils vibratils.

L'ovaire parvient à maturité quand l'animal est formé d'au moins une vingtaine d'anneaux sétigères, et on voit par transparence les follicules ovariens remplir de chaque côté de l'intestin toute la cavité générale. Ces œufs, un peu avant la ponte, présentent d'intéressants phénomènes qui ont attiré l'attention de Claparède et Metschnikoff qui les ont comparés à ceux qui se passent chez les *Enchytræus*

(*Zeits, f. w. Zool.*, T. XIX, p. 186), et du professeur GIARD qui les rapproche de l'ovogenèse des Rhizocéphales. Comme chez ces derniers, en effet, on constate l'existence de cellules ovariennes accolées deux à deux et de grosseur équivalente, mais dont l'une, plus claire et à tache germinative moins nette, semble diminuer de taille ultérieurement. Comme chez *Sacculina* et *Peltogaster*, une cellule du cul-de-sac ovarien, qui est destinée à devenir l'ovocyte, et que nous appellerons, avec le professeur GIARD, *métrocyte primordiale*, se divise en deux par un processus karyokinétique et l'on a deux sphères accolées qui restent d'abord égales, puis dont l'une se développe plus que l'autre tellement qu'au moment de la fécondation la deuxième devient à peine visible, perd son noyau, et constitue alors ce que GERBE et BALBIANI ont appelé la cellule polaire (qu'il ne faut pas confondre avec les globules polaires qui naîtront de la métrocyte de second ordre).

Sauf en ce qui concerne l'appareil maxillaire dont nous allons décrire les transformations, les larves les plus jeunes que nous ayons observées ne diffèrent de l'adulte que par quelques caractères peu importants. Quand l'*Ophryotrocha* ne compte que quatre ou cinq segments sétigères (Pl. I, fig. 1), elle a déjà tout à fait l'apparence d'un adulte, sauf le nombre des anneaux, la réduction des antennes et des cirres anaux et le nombre plus restreint des soies qui arment les parapodes.

Nous avons vu que, immédiatement derrière la bouche, à la face ventrale de l'œsophage, et entièrement situé sous celui-ci, s'ouvrait un sac musculaire, de forme régulièrement ovoïde, qui formait le pharynx garni de ces mâchoires qui donnent un aspect si caractéristique à notre Annélide. Les muscles puissants qui le constituent sont disposés en deux masses principales, l'une dorsale, l'autre ventrale, qui ménagent entre elles une cavité terminée en cul-de-sac aux deux tiers antérieurs de la longueur totale de l'organe. Cette cavité antérieurement s'ouvre librement sur l'œsophage qui en forme le fond vers la partie céphalique et communique ainsi à plein canal avec l'ouverture buccale du côté ventral et avec l'œsophage proprement dit du côté dorsal. Elle présente ensuite une lumière à peu près circulaire qui ne tarde pas à s'aplatir horizon-

talement de façon à avoir pour plancher la masse musculaire ventrale et pour plafond la masse dorsale : les murs latéraux n'étant formés que par de minces fibres musculaires réunissant ces deux masses. Toute la surface interne de la cavité pharyngienne est recouverte d'une faible couche de chitine qui s'épaissit d'une façon tout à fait extraordinaire d'une part sur le plancher et d'autre part sur le plafond auxquels nous venons de faire allusion, et de telle sorte que ces saillies épaisses forment deux séries d'aspérités placées l'une au-dessus de l'autre, capables, par le jeu des muscles sous-jacents, de frotter l'une contre l'autre et, par conséquent, de broyer tout ce qui se trouvera entre elles. C'est à ce simple schéma que se réduit l'appareil maxillaire si compliqué des Euniciens. Nous donnerons le nom de *mâchoire inférieure* à l'ensemble des pièces chitineuses situé sur la face interne et ventrale de la cavité pharyngienne et de *mâchoire supérieure* à celui qui se trouve à la face interne et dorsale. Ces deux parties sont toujours très distinctes ; si certains auteurs ont distingué des *mâchoires latérales*, c'est que, dans plusieurs genres, quelques parties (le plus souvent les extrémités distales de la mâchoire supérieure), sont rejetées à droite et à gauche par le développement anormal des parties proximales ou basales de cette même mâchoire. Ces deux mâchoires, actionnées chacune par une des deux masses musculaires dont nous venons de parler, jouissent vis-à-vis l'une de l'autre d'une grande indépendance. Quand on examine l'Annélide bien vivante, on voit tantôt la mâchoire inférieure se porter en avant et dépasser la supérieure, tantôt c'est celle-ci qui se projette jusqu'au dehors par l'ouverture buccale et tantôt exécute des mouvements de latéralité qui montre l'ensemble de la mâchoire supérieure à gauche où à droite de la mâchoire inférieure entière. C'est ce qui arrive notamment quand on comprime l'*Ophryotrocha* sous un couvre objet : les deux masses musculaires, trop résistantes pour être aplaties, glissent, en vertu de leur convexité extérieure et de la minceur des fibres musculaires latérales, l'une sur l'autre, et l'on voit d'un côté la mâchoire supérieure très écartée de la mâchoire inférieure avec laquelle elle ne semble plus pouvoir jouer un rôle commun. Cet aspect bizarre a été maintes fois reproduit par des auteurs trop consciencieux et ne contribue pas peu à rendre si difficile l'interprétation de leurs dessins.

Dans les individus les plus jeunes que j'ai pu observer, c'est-à-dire

ceux qui ne comptaient que *quatre* et *cinq* segments sétigères, on trouve déjà l'appareil maxillaire très développé et avec une structure très compliquée. Il est représenté Pl. II, fig. 8, dans son ensemble et vu par la face dorsale. La mâchoire supérieure peut être considérée comme une pièce unique qui se sépare en deux branches qui divergent comme la lettre Y ou plutôt comme les deux branches latérales d'un V qui se soudent à leur partie inférieure. Cette partie inférieure constitue une sorte de manubrium (*m*), de manche commun aux deux branches latérales de la mâchoire et se présente comme formée d'une lame de chitine assez épaisse, filiforme quand on la regarde par la face dorsale de l'animal et ne montrant sa forme réelle que quand, comme dans notre dessin, on la voit légèrement inclinée d'un côté. Les deux branches latérales sont semblables l'une à l'autre et il suffira d'en décrire une seule : tout au plus y a-t-il quelques légères différences dans les denticules qui surmontent la crête interne de chacune des dents latérales de façon à ce qu'une aspérité de l'une fasse face à une anfractuosité de la dent correspondante de l'autre côté ; mais ces différences n'atteignent pas, dans l'*Ophryotrocha*, l'importance de celles signalées dans d'autres genres par Ehlers et Claparède. A une certaine distance du point où les deux lames divergent, leur bord supérieur s'épaissit fortement et se divise d'abord de façon à former quatre dents semblables diminuant de dimensions de la première, qui est la plus considérable, à la quatrième qui est la plus réduite. Chacune de ces dents a la forme d'une pyramide triangulaire dont le sommet très aigu serait recourbé vers l'axe antéro-postérieur de l'ensemble de la mâchoire : les trois faces latérales de cette pyramide sont creusées chacune d'une rigole qui s'atténue vers le sommet et, tandis que deux des arêtes qui les séparent sont lisses, la troisième, celle qui se trouve tournée vers l'axe central de la mâchoire, est découpée en denticules aiguës de tailles différentes.

Dans l'individu très jeune que nous décrivons, les deux premières dents, en partant du manubrium, présentaient sur cette arête quatre à cinq denticules plus longs, séparés l'un de l'autre par deux autres denticules égaux et plus petits ; à la troisième, il n'y avait qu'un denticule plus petit entre les plus grands ; à la quatrième, tous ces denticules étaient égaux et beaucoup plus petits. Dans la face postérieure creuse de la première dent vient se placer l'arête latérale

de la dent qui la suit et ainsi de suite jusqu'à la quatrième, de sorte que, grâce à ces articulations successives, ces dents, quand les deux branches de la mâchoire se rapprochent et quel que soit l'obstacle qui se trouve interposé entre elles, ne peuvent se séparer et sont toujours mises en mouvement de la même façon.

Après cette rangée des quatre premières dents, la lame chitineuse de soutien forme encore quatre dents qui sont situées dans le prolongement, mais un peu en arrière, des premières ; ces dernières dents n'offrent plus l'aspect robuste et déchiqueté des premières : ce sont plutôt des lames dont la plus petite est la proximale et la plus grande celle qui est placée tout à l'extrémité de la lame de soutien. Ces lames sont quadrangulaires et sont légèrement inclinées vers l'axe qui prolongerait le manubrium ; le bord supérieur de ces lames présente une série de fines dentelures égales qui se prolongent sur la face latérale de façon à lui donner un aspect strié et le côté postérieur se recourbe légèrement de façon à couvrir le côté postérieur de la lame qui vient immédiatement avant : grâce à cette disposition, qui toutefois ne présente pas les mêmes garanties de solidité que l'articulation des quatre premières dents, ces quatre dernières sont cependant intimement maintenues l'une à l'autre.

La mâchoire supérieure se présente donc, en résumé, comme un Y dont les branches divergentes seraient armées chacune de huit dents que, pour simplifier, nous numérotons dans nos Planches de I jusqu'à VIII (d^{I}, d^{II}, d^{VIII}) en commençant par la plus proche du manubrium. Cette désignation uniforme et simple, qui ne se préoccupe que de la place des dents sans avoir égard à leur forme plus ou moins différente ou compliquée, nous permettra de nous reconnaître plus aisément dans la suite des transformations qui vont modifier, chez les types plus âgés, cette première forme de la mâchoire supérieure.

La mâchoire inférieure est beaucoup plus simple que la mâchoire supérieure : elle présente (fig. 8, *mi*), la forme d'un Λ formé de deux parties symétriques, dont l'une, la gauche, est représentée à la fig. 7 vue par la face dorsale. C'est une robuste pièce, prolongée à sa partie inférieure en une sorte de manche qui donne insertion aux muscles qui la font manœuvrer ; à sa partie supérieure, elle s'élargit, s'épaissit et se termine par une crête aïgue, présentant en son milieu une échancrure assez prononcée et dont les deux bords sont finement dentelés : on y compte à ce stade de dix-huit à vingt

petites dents. Chacune de ces parties latérales de la mâchoire s'appuie contre la partie correspondante, de façon à présenter ensemble, à la partie antérieure, une ligne sinueuse armée de dents aiguës. L'ensemble ne paraît se disjoindre qu'exceptionnellement : évidemment la mâchoire inférieure n'est qu'une sorte d'enclume, de billot à surface irrégulière et hérissée de dents sur lequel est fixée et triturée par les mouvements des branches de la mâchoire supérieure, la proie que l'animal a saisie et avalée. Nous verrons plus loin que les déformations que subit, dans la suite de l'évolution de l'Annélide, la mâchoire inférieure vient confirmer cette hypothèse sur son rôle physiologique.

Quand on examine sur l'animal vivant le fonctionnement de cet appareil maxillaire, on voit que les mâchoires supérieures peuvent sortir par l'ouverture buccale, tandis que l'inférieure ne peut que présenter sa partie distale hérissée de petites dents sur le bord inférieur de la bouche. Une fois la proie saisie par les dents de la mâchoire supérieure, tout l'appareil est violemment retiré en arrière par la contraction des muscles postérieurs du pharynx et, alors commence le dépècement et la trituration de cette proie par les dents de la mâchoire supérieure, dont on voit les branches s'écarter et se rapprocher alternativement de la mâchoire inférieure. Les particules détachées et mâchées sont repoussées en avant et elles sont entraînées dans l'intestin par les cils vibratils de l'œsophage qui sont animés d'un mouvement perpétuel et uniforme d'avant en en arrière. En somme, ce fonctionnement est très simple et rappelle beaucoup celui du mastax de certains Rotifères avec lequel il présente de grandes ressemblances au point de vue physiologique.

Si on examine ensuite un individu plus âgé, comptant par exemple une douzaine de segments sétigères, on voit que l'appareil maxillaire est sensiblement le même : la figure 9 représente ces mâchoires vues au même grossissement que la figure 8, mais se présentant par la partie dorsale ; les changements sont peu considérables : les mâchoires inférieures, qui ici sont au-dessus et se projettent sur le manubrium de la mâchoire supérieure, ont seulement modifié leurs proportions : elles sont plus allongées et la disproportion entre la partie élargie et la base paraît bien moins sensible

(comparer avec la figure 7). De même pour la mâchoire supérieure la partie basale est plus mince et plus longue. Seulement, si on examine attentivement plusieurs individus de cet âge, on s'aperçoit que quelques-uns présentent, de chaque côté des mâchoires supérieures et extérieurement, une paire de bandes claires, d'une réfringence particulière qui les fait se détacher sur la masse musculaire, et sur ces lames, régulièrement disposés, une double série d'épaississements dont le bord, tourné vers les mâchoires, présente des saillies légèrement épaissies par une chitine noirâtre qui les fait nettement ressortir sur la zone claire. C'est la seconde mâchoire, destinée à remplacer la première, qui est en train de se former. Comme sur celle-ci, on peut déjà distinguer quatre fortes dents, dont la première (d^1) est plus accentuée que les autres, qui vont en diminuant d'importance ; puis ensuite, un peu en retrait, les quatre dernières dents qui ne se présentent encore que sous la forme de minces lames, à bords très finement dentés et à peine perceptibles ; la première de ces lames (d^5), comme sur la première mâchoire, se trouve située en arrière de l'intervalle qui sépare la troisième et la quatrième dent.

Un individu un peu plus âgé, augmenté de quelques segments sétigères, *quinze* par exemple, comme celui dont la mâchoire est représentée à la figure 10, nous montre l'achèvement de cette seconde mâchoire. L'ensemble de l'appareil est tout à fait singulier. La figure 10 en rend fidèlement l'aspect, tel qu'on le voit en examinant l'animal par la face dorsale ; la mâchoire inférieure, que l'on voit à la partie postérieure, ne présente plus, dès ce stade, les bords denticulés que nous avons signalés : la partie élargie devient irrégulièrement découpée, à bords abrupts : c'est qu'en effet cette mâchoire ne se renouvelle pas comme la supérieure ; elle ne fait que s'accroître, comme nous l'avons vu dans les deux premiers stades, et persiste telle quelle durant toute la vie de l'animal. Aussi, porte-t-elle les traces du rude exercice auquel elle est soumise, et ce n'est qu'à cette cause que sont dues la disparition des dentelures régulières qui l'armaient dans le jeune âge et l'aspect déchiqueté que nous verrons aller s'accentuant dans la suite de l'évolution.

Au-dessus, la mâchoire supérieure est nettement double ; les deux parties se ressemblent absolument: la figure 12 (Pl. III) représente à un plus fort grossissement la branche gauche de la mâchoire de

remplacement figurée en place à la figure 10 (Pl. II). Mieux que toute description, cette figure montrera le mode d'articulation des dents entre elles et les différents aspects et formes que prennent celles-ci.

Dans le prolongement du manubrium, entre l'écartement des branches de la première mâchoire, on voit des lames chitineuses qui semblent se décoller de la paroi et qui indiquent le commencement de la mue de l'appareil maxillaire. En effet, celui-ci ne tarde pas à disparaître et nous retrouvons des individus plus âgés ne possédant plus qu'une mâchoire supérieure à très peu de chose près semblable à celle des individus très jeunes.

Mais cette mâchoire de remplacement doit à son tour céder la place à la mâchoire définitive dont sera armé l'adulte. La figure 11 nous montre, en effet, dans un individu de *dix-neuf* segments sétigères, cette mâchoire, restée identique à elle-même, doublée, elle aussi, d'une nouvelle mâchoire, mais celle-ci d'aspect bien différent. L'appareil se présente dans la figure par sa face ventrale ; au-dessus se voit la mâchoire inférieure encore plus détériorée qu'au stade précédent ; elle a alors la forme d'une paire de massues à extrémité irrégulièrement mamelonnée. En dessous on voit, sur le centre de la figure, la mâchoire en fonction avec l'aspect précédemment décrit ; mais de chaque côté apparaît une nouvelle mâchoire qui diffère de la première d'une façon très sensible. De la base du manubrium de la mâchoire centrale naît une paire d'énormes dents coniques à extrémité aiguë (d^1) ; de la base de cette formidable tenaille, et aussi de la base du manubrium, naissent deux lames chitineuses qui divergent et servent d'insertion vers leur extrémité distale à *sept* dents, dont les trois premières seules présentent les forts denticules que nous avons vus, aux stades antérieurs, exister sur les quatre premières dents. Il est donc évident que, dans cette mue, la première dent, celle que nous avons désignée par la lettre d_1, a abandonné sa première forme de dent découpée pour se transformer en la dent régulièrement conique représentée, Fig. 11, en d^1. La fig. 13 (Pl. III) représente, vu à un fort grossissement et au-dessus de l'extrémité distale de la première dent, l'ensemble des autres dents ; la deuxième, la troisième et la quatrième présentent sur leur bord

libre des denticules secondaires en nombre de plus en plus grand, tandis que les quatre dernières (d^5 à d^8) sont encore des lames minces à bord pectiné.

L'animal perd alors, dans la suite de son évolution, la mâchoire interne ; sa mâchoire définitive grandit énormément, et il arrive à l'état adulte avec la maturité sexuelle. La figure 14 représente l'appareil maxillaire, vu par la face ventrale, d'un adulte comptant *vingt-trois* segments sétigères ; on se rendra compte de l'énorme accroissement que subit cet appareil en comparant cette figure 14 aux stades précédents (fig. 10 et 11, Pl. II) qui ont été dessinés au même grossissement (240). La mâchoire inférieure a persisté dans sa forme primitive, mais son allongement s'est encore accentué de façon à ce que son extrémité antérieure paraisse à peine plus développée que le reste : c'est un léger renflement avec quelques saillies irrégulières. Les premières dents de la mâchoire supérieure (d^{I}), ébauchées au stade précédent, ont maintenant tout leur développement : elles représentent à peu près à elles seules la mâchoire supérieure, comme on peut s'en rendre compte en examinant la figure 14. Derrière elles, à la face dorsale, les bords chitineux épaissis de la cavité pharyngienne se prolongent jusqu'au-dessus de leurs extrémités aiguës et l'on voit à son extrémité un groupe ramassé de quelques dents et lames se projetant les unes sur les autres. La fig. 15 représente le détail, vu à un fort grossissement, de cette extrémité libre de la mâchoire supérieure. Les trois premières dents qui la composent (d^{II} à d^{IV}) ont encore leur bord nettement denticulé, tandis que les autres (d^{V} à d^{VIII}), surtout les deux dernières, affectent encore leur forme primitive de lames.

Quand on examine le fonctionnement de cette mâchoire définitive, on voit que les dernières dents, devenues par comparaison presque rudimentaires, ne forment plus, à l'extrémité de la mâchoire supérieure, qu'une sorte de pince compliquée en plusieurs pièces qui sert seulement à saisir et maintenir la proie que les deux formidables dents de la première paire viennent transpercer et déchiqueter sur l'enclume constituée par la mâchoire inférieure.

La série de coupes transversales figurées Planche IV et pratiquées à l'extrémité antérieure d'un individu adulte montre bien la disposition

dans l'espace des pièces chitineuses du pharynx. Dans la première (fig. 16) la coupe passe, près de l'extrémité céphalique, dans le haut de la cavité buccale : on aperçoit au milieu de cette cavité les deux dernières dents (d^{VIII}) de la mâchoire supérieure ; au-dessus commence l'œsophage (*œ*) avec ses cils vibratils. La coupe suivante (fig. 17) passe un peu plus bas et intéresse les dents précédentes (*d*) devant lesquelles commence le canal mettant en communication l'orifice buccal et la cavité pharyngienne. Dans la suivante (fig. 18), la coupe passe au niveau même de la bouche et a sectionné les deux grandes dents (d^{I}) de la première paire, dont l'extrémité droite est restée entière, tandis que la gauche se présente sous forme d'un anneau ; le bord chitineux qui réunit ces dents de la première paire aux dents supérieures se projette comme un épaississement sur le bord de la communication du pharynx avec l'œsophage. La fig. 19 nous montre celui-ci entièrement indépendant du pharynx qui présente une grande cavité où l'on voit de part et d'autre les coupes des dents de la première paire et ventralement l'extrémité des deux pièces de la mâchoire inférieure (*mi*). Dans la figure 20, cette dernière mâchoire est coupée horizontalement et montre les deux pièces qui la composent. Le pharynx à ce niveau montre nettement les deux masses musculaires qui le composent ; l'une, ventrale, destinée aux mouvements de la mâchoire inférieure, tandis que l'autre, sous l'œsophage, entoure les grandes dents de la première paire. Dans les fig. 21 et 22, la cavité pharyngienne se réduit, la mâchoire inférieure disparaît, et au-dessus de l'œsophage apparaissent les cellules glandulaires de l'intestin (*i*). La coupe suivante (fig. 23) nous montre cet intestin en coupe, comprimant l'œsophage sur le pharynx, à la base de la première paire de dents. L'œsophage se rétrécit aux coupes suivantes (fig. 24, 25, 26) où le manubrium de la mâchoire supérieure n'est plus représenté que par un simple épaississement chitineux, près du fond du cul-de-sac pharyngien. Enfin, la dernière coupe (fig. 27) nous montre la cavité du corps uniquement remplie par l'intestin (*i*) et les produits génitaux (*ov*).

C'est sur l'appareil maxillaire, que nous venons de voir si variable dans ses proportions et son aspect selon les diverses phases de la vie, qu'a été basée la classification de la famille des Euniciens.

Quoique plusieurs auteurs aient remarqué cette variabilité dans des types que rien d'autre ne pouvait faire distinguer, jusqu'ici personne ne semble s'être douté qu'elle fût normale et constante. Aussi s'est-on toujours contenté de représenter les mâchoires d'une manière très approximative, et en ne dessinant guère que la silhouette, l'*ombre chinoise*, de tout ce système si compliqué, sans indiquer l'âge exact de l'individu que l'on considérait. De là, aussi bien dans la description des diverses espèces que dans les essais de classification, d'étranges erreurs.

Ehlers, par exemple, dans son beau travail classique sur les Annélides (1), décrit soigneusement l'appareil maxillaire d'un grand nombre d'Euniciens et divise la famille en deux groupes (*Eunicea labidognatha* et *E. prionognatha*) d'après deux aspects principaux que prend cet appareil dans l'ensemble des genres. Dans le premier groupe, la mâchoire supérieure se compose de deux branches symétriques qui se rapprochent jusqu'à se confondre dans leur partie inférieure sur la ligne médiane : cette partie est formée de deux pièces postérieures qu'il appelle « supports » (*Träger*). Au-dessus, et reposant sur ces supports, se trouve la « pince » (*Zange*) formée de deux grosses dents aiguës et recourbées ; au-dessus encore se trouvent les « dents » (*Zähn*), pièces solides à bords dentelés qui sont elles-mêmes surmontées par des pièces plus réduites, tantôt en forme de « plaques en scie » (*Sägeplatten*), tantôt en forme de « plaques en rape » (*Reibplatten*). Claparède, qui admet cette nomenclature, compare ces dernières parties aux pièces chitineuses accessoires de la trompe des *Nereis* et les appelle des « paragnathes ». Dans le deuxième groupe (*Prionognatha*), il n'y a plus de *Zange* ni de *Zahn*, mais seulement des séries de denticules à peu près semblables et régulièrement disposées l'une derrière l'autre, qu'Ehlers appelle tout simplement *Kieferzähne*.

Ce que nous avons dit de l'évolution de l'appareil maxillaire d'*Ophryotrocha* montre que cette classification ne peut subsister, sans de profondes modifications, car, dans le jeune âge, notre Annélide serait un Eunicien prionognathe, tandis qu'elle deviendrait labidognathe en vieillissant.

(1) Ehlers, Die Börstenwürmer (*Annelida Chætopoda*). Leipzig, 1864-68, I Bd., p. 273 et suiv.

Claparède, d'ailleurs, dans son supplément aux Annélides Chætopodes du golfe de Naples (1870, p. 388) a déclaré que Ehlers avait exagéré l'importance de la forme de la mâchoire pour la classification. « Ces deux séries (Labidognates et Prionognates), écrit-il, passent si graduellement l'une à l'autre qu'il est parfois bien difficile de placer telle ou telle forme dans l'une plutôt que dans l'autre ». D'ailleurs, s'il trouve l'emploi de ce caractère impraticable pour l'établissement des coupes naturelles dans la famille des Euniciens, il ajoute qu'il n'est pas davantage applicable à la délimitation des genres, « et j'avoue, dit-il, que le fait me surprend. D'une part, on rencontre des mâchoires assez différentes dans un même genre ; d'autre part, des mâchoires identiques paraissent fréquentes dans des genres différents. C'est là un curieux point de systématique qui devra attirer l'attention des zoologistes ». Comme exemple, il cite l'examen qu'il a fait des mâchoires d'un grand nombre d'individus de *Lumbriconereis impatiens* Clprd. et raconte qu'il a été surpris des différences qu'elles lui ont offertes : « les dimensions des paragnathes sont sujettes à de fort grandes variations et la pince peut être réduite parfois à une lame flexible extrêmement mince ». De même pour les pièces dentaires (les autres dents qui suivent la pince). « La différence d'individu à individu est bien plus grande, écrit-il encore, que celle qu'on rencontre dans bien des cas d'espèce à espèce. » Au lieu de croire à une différence sexuelle (qui peut cependant exister parallèlement), si Claparède avait eu soin de compter les anneaux de son Annélide, il aurait pu se convaincre probablement qu'il n'avait affaire qu'à des individus d'âges différents.

Est-ce à dire que la forme de la mâchoire dans les Euniciens ne peut être employée utilement dans la classification ? non pas, et je crois au contraire que son étude approfondie permettra de définir sûrement les genres et même les tribus, mais on y arrivera seulement que par un emploi judicieux de ce caractère, par une étude soignée de la structure des mâchoires et surtout de leur développement. Dans ce cas encore, le principe de Fritz Mueller, la répétition de la phylogénie par l'ontogénie, appliqué à ce seul appareil, permettra, par la méthode de superposition des divers stades embryogéniques, d'arriver à une classification naturelle du groupe.

En réalité, le principe de classification proposé par Ehlers se trouve, par les faits précédemment exposés, pleinement justifié,

avec cette seule restriction qu'il ne s'applique qu'aux Euniciens adultes. Il sera donc nécessaire maintenant de bien déterminer, quand on étudiera un des types de cette famille, si on a affaire à un jeune ou à un adulte et si la mâchoire est transitoire ou définitive.

Évidemment le type primitif de la mâchoire des Euniciens est encore réalisé, chez l'adulte, dans les *Staurocephalus* et les genres voisins, les Prionognatha de Ehlers qui représentent la souche de tout le groupe ; la mâchoire supérieure est une sorte de radule formée d'une quantité de pièces semblables placées régulièrement en file sans que l'une ait un rôle plus spécialisé que l'autre. Puis, dans les types plus perfectionnés, le nombre des dents diminue ; elles se différencient : les premières deviennent denticulées et solides, tandis que les autres forment des palettes flexibles, fines, à bord pectiné : c'est ce stade qui représente l'*Ophryotrocha* très jeune. Enfin, la première dent prend un développement considérable, refoule et annihile les autres, et l'on arrive ainsi aux appareils si complexes des grands Euniciens, *Eunice*, *Diopatra*, *Onuphis* et de l'*Ophryotrocha* adulte, ensemble auquel sera réservé le nom de Labidognatha proposé par le savant professeur de Göttingue.

Outre son intérêt au point de vue taxonomique en général, l'appareil maxillaire est encore précieux pour la détermination des espèces. Sa description soignée dans les moindres détails permettra, plus que tout autre caractère, une spécification certaine. Tous ceux qui ont étudié les Annélides à ce point de vue savent combien, dans cette classe, les descriptions précises sont difficiles ; la forme, la couleur, les dimensions sont sujettes à tant de variations suivant l'état dans lequel on examine l'animal, vivant ou mort, bien ou mal fixé, que le Naturaliste est trop heureux de rencontrer un organe à formes nettes, définies, de consistance solide et que l'âge ou le sexe peuvent seuls modifier. De plus la valeur de l'espèce, chez les Annélides, est beaucoup plus vague et moins saisissable que chez les Crustacés, par exemple, où la carapace chitineuse permet au descripteur une précision des moindres détails capable de faire saisir les moindres variations du type spécifique. De là viennent ces longues listes de synonymes qui accompagnent chaque nom d'espèce chez les Annélides ; de là aussi la nécessité pour le Zoologiste qui veut identifier l'espèce qu'il a étudié avec les types antérieurement décrits, d'un sens particulier, qu'une longue pratique fait seule

acquérir, permettant de juger et d'apprécier à leur valeur réelle les caractères employés par les auteurs.

Comme nous l'avons dit plus haut, l'Annélide qui nous occupe a été découverte à Naples, en 1869, par CLAPARÈDE et METSCHNIKOFF (1) qui la trouvèrent dans le fond d'un aquarium. Le caractère larvaire de l'animal adulte ne leur échappa pas ainsi que l'indique le nom qu'ils lui donnèrent. Ils eurent des individus très jeunes (de cinq segments sétigères) dont ils figurèrent (*loc. cit.*, 2 A et 2 B) l'appareil maxillaire d'une façon assez rudimentaire, mais encore très reconnaissable en ce qui concerne surtout la mâchoire inférieure. L'appareil de l'adulte (fig. 2 D et 2 E), qu'ils figurèrent d'après un type de quatorze segments sétigères (fig. 2 C), montre bien les différences que nous avons signalé plus haut en détail. Tous les autres caractères concordent avec ceux que nous avons décrit de façon à ne laisser aucun doute sur l'identification de l'Annélide de Naples avec celle du Pas-de-Calais.

En 1878, STUDER (2) trouva un Eunicien dans les algues vertes de la zone littorale de l'île Kerguelen ; il l'identifia au genre décrit par CLAPARÈDE et en fit l'espèce *Ophryotrocha Claparedi*. Les quelques détails (malheureusement insuffisants, l'Annélide n'ayant été observée qu'à Kerguelen et les exemplaires ayant été perdus au retour) donnés par STUDER ne suffisent pas à justifier la création d'une nouvelle espèce. L'animal ayant déjà vingt-trois segments sétigères possède encore la mâchoire de la larve (fig. 11) que l'auteur figure et décrit comme formée seulement de sept dents (3) sur chaque branche, les quatre premières présentant des denticules. De plus, les antennes supérieures sont beaucoup plus fortes et la tête n'aurait qu'une couronne de cils vibratils (?) Mais, comme il est possible que toutes les formes décrites jusqu'ici sous le nom

(1) CLAPARÈDE et METSCHNIKOFF, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der Chætopoden, *Zeits. für wiss. Zool.*, T. XIX, p. 184, 186, Taf. XXIII, fig. 2-2 *i*.

(2) STUDER, Beiträge zur Naturg. Wirbell. Theire de Kergueland, *Archiv. für Naturg.* V. XLIV, p. 119, Pl. v, fig. 11.

(3) Il est infiniment probable que la cinquième, beaucoup plus réduite, lui a échappé, et qu'il y en a bien huit.

d'*Ophryotrocha* ne soient que des types progénétiques, il est supposable que, dans une aire de dispersion aussi vaste, il se produise des phénomènes d'hétérochronie dans l'apparition des produits sexuels. On comprendrait ainsi que, dans l'hémisphère austral, les œufs puissent apparaître dans des individus de plus de vingt segments ayant encore l'armature maxillaire du jeune, alors que dans nos régions ils n'apparaîtraient que lorsque cette armature aurait sa forme définitive. En tout cas, ce seul caractère et le développement plus prononcé des antennes ne suffit pas, chez une Annélide, à justifier la création d'une espèce nouvelle. La présence d'antennes à la face ventrale et du cirre anal médian semble avoir échappé à l'auteur, mais nous avons vu que ces appendices sont très réduits et difficilement visibles. STUDER insiste sur l'intérêt que présente cette Annélide qui arrive à la maturité sexuelle sans perdre ses couronnes vibratiles, attributs des stades larvaires dans les autres espèces. La présence à l'île Kerguelen d'une forme si voisine de l'espèce napolitaine lui suggère l'idée que les types embryonnaires et ancestraux ont une aire de dispersion très considérable, les faunes anciennes présentant un ensemble d'autant plus homogène que l'on recule dans l'histoire de la terre.

Cette idée de STUDER est encore confirmée par la découverte, en 1879, du même type au Groenland par LEVINSEN. Mais l'auteur danois crut à la découverte d'un genre nouveau et l'appela *Paractius littoralis* (1). La description très soignée qu'il en donne, et les figures qui l'accompagnent ne laissent aucun doute à cet égard. La présence des quatre antennes, la position des yeux, les deux segments archipodiaux apodes, la forme et le nombre des soies des parapodes, la description des mâchoires (2), la taille, la couleur :

(1) G. N. R. LEVINSEN, Om to nye Slægter of arctiske Chætopode Annelider, *Videnskab. Meddelser fra im Naturhis. forening i Kjobenhavn for Aaren* 1879 *og* 1880, p. 14, Pl I, fig. 7-11.

(2) LEVINSEN (*loc. cit.*, p. 14, fig. 10) figure la mâchoire d'un type jeune et la décrit ainsi : « E numero maxillarum octo, in utraque serie quatuor posteriores, supra concave, infra convexæ sunt, margine exteriore in dentem incurvatum protracto, margine inferiore subtiliter dentato, dentibus alternatim inæqualibus. Maxillæ anteriores quarum infirma minima inter duas superiores hamatas occulta, triangulari rotundatæ, foliiformes, dento majore nullo, margine anteriore ut in ceteris dentato, dentibus autem minoribus ». La mâchoire inférieure semble seule différer légèrement : « Maxillæ inferiores postice divergentes, manubrio angusto, antice in laminam irregulariter triangu-

tout concorde. De plus, LEVINSEN a remarqué, mais sans insister, le mode de renouvellement de la mâchoire supérieure : « In multis individuis, écrit-il, duæ series exteriores maxillarum superiorum ejusdem formœ ac interiores in variis stadiis evolutionis visæ sunt ».

LANGERHANS (1), dans son quatrième article sur les Annélides de Madère, publié en 1884, décrit très brièvement un Eunicien qu'il avait d'abord pris pour une larve avant de trouver une femelle mûre ne mesurant que 0,3 cm. de long, et qu'il appelle *Staurocephalus minimus*. Sa courte description et les quelques figures qu'il donne de la tête et des parties de la mâchoire montrent avec évidence que ce *Staurocephalus* est certainement un *Ophryotrocha* et très probablement l'espèce de CLAPARÈDE : les quelques différences qu'on peut relever dans son texte et ses dessins sont d'ordre trop secondaire pour permettre d'en faire une espèce différente, s'ils laissent quelque légère incertitude sur l'identification.

La même espèce fut encore retrouvée, en juin 1884, sur les côtes anglaises par MAC INTOSH (2) qui la crut nouvelle et la décrivit sous le nom de *Staurocephalus siberti*. L'appareil maxillaire représenté est celui d'un adulte avec la première paire de dents de la mâchoire supérieure fortement développée ; les autres dents sont moins bien figurées ; l'auteur en compte *six*, représentant, dit-il, le système de dents des autres *Staurocephalus*.

En 1886, VIGUIER (3) trouva deux jeunes exemplaires de l'espèce décrite par CLAPARÈDE avec laquelle il les identifia. Il en donna une description et des figures très soignées, mais, comme il n'eut à sa disposition que des types très jeunes, il ne put se rendre compte des variations de l'appareil maxillaire. La figure qu'il en donne est très exacte (fig. 14 *a* et *b*), sauf un léger détail : dans la partie *b* qui

larem dilatato, cujus margo anterior *in dentes quaternas* excisus est ». Mais nous avons vu que ce bord antérieur était sujet à de grands changements dans le cours de l'évolution, et nous ne pouvons voir là une différence suffisante pour distinguer spécifiquement les deux types.

(1) LANGERHANS, Die Wurmfauna von Madeira, IV Beitrage, *Zeits. f. wiss. Zoologie*, T. XV, p. 257, Pl. XV, fig. 16, 1884.

(2) MAC INTOSH, Notes from the St Andrews Marine Laboratory : on a new genus British *Staurocephalus (S. siberti)*. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, V ser., vol. XVI, p. 482-484, Pl. XIII, fig. 5-8.

(3) VIGUIER, Animaux inférieurs de la baie d'Alger, *Arch. de Zool. Exper.*, 5e sér., T. IV, p. 417-420, Pl. XXV, fig. 11-17.

représente la branche gauche de la mâchoire supérieure on ne compte que *sept* dents, mais il est facile de voir que, comme nous l'avons fait remarquer plus haut, la dernière dent à bord denticulé (la quatrième) se projette sur la cinquième (la première des dents en lamelles) et que l'auteur, trompé par cette apparence, a réuni d'un seul trait le contour des deux dents. La précision de son dessin (1) ne laisse aucun doute à ce sujet. On s'explique aussi le jugement qu'il porte sur les dessins de CLAPARÈDE qu'il trouve fort mauvais, surtout le dernier (2 E) ; en effet, c'est celui qui représente l'appareil maxillaire de l'adulte que VIGUIER n'a pas vu et qu'il ne pouvait prévoir si dissemblable de celui du jeune qu'il avait examiné.

En Bretagne, sur la côte de Dinard, DE SAINT-JOSEPH (2) retrouva l'espèce de CLAPARÈDE et METSCHNIKOFF ; d'abord deux embryons qu'il rapporte à l'*Ophryotrocha puerilis* et dont il figure l'appareil maxillaire qui est bien celui du jeune (3). Il la rapproche lui-même, et pour les mouvements de la trompe et pour l'habitat étendu, d'une autre Annélide, qu'il décrit quelques pages plus loin comme nouvelle et qu'il nomme *Paractius mutabilis*, voisine du type de LEVINSEN. Toute la description s'accorde parfaitement avec celles des auteurs, sauf, seulement en apparence, en ce qui concerne l'appareil maxillaire « peut-être le plus compliqué observé jusqu'à présent dans la famille des Euniciens ». La mâchoire inférieure (fig. 108) est toujours la même, mais, d'après DE SAINT-JOSEPH, la mâchoire supérieure présentèrent « trois formes différentes dans les divers exemplaires mûrs ou non que j'ai observé et qui sont, du reste, absolument semblables entre eux sous tous les autres rapports. » Nous avons vu qu'il y avait pourtant une différence d'âge que l'on constate en comptant soigneusement le nombre des segments, mais, comme les phénomènes de remplacement des diverses formes de mâchoires se

(1) Les dessins de M. VIGUIER sont les reproductions rigoureuses des photographies exécutées par lui et dont il a tiré un parti excellent : ses figures, surtout celles représentant les animaux nageant librement, ont un aspect *vivant* qui frappe d'autant plus les naturalistes qui ont examiné des Annélides en aquarium, que d'ordinaire leur représentation est par trop schématisée.

(2) DE SAINT-JOSEPH, Annélides polychætes de la côte de Dinard, *Ann. Scienc. Nat. Zool.*, VII sér., T. V, p 239-240, 246-251. Pl. x, fig. 96-98, 103-112 ; 1888.

(3) Surtout en ce qui concerne la mâchoire inférieure (fig. 97) ; la figure de l'autre mâchoire (fig. 98) « représentée seulement par deux pièces filiformes divergentes, surmontées de trois petites paires de lamelles courtes » est insuffisante.

passent dans un temps très court et que le nombre des segments ne s'augmente pendant cette période que de huit à dix environ (1), la confusion est facile.

La première forme de mâchoire (fig. 109) est celle d'un individu presque adulte et la description concorde dans les moindres détails avec celle que nous avons donnée plus haut ; la deuxième forme, dont la première paire de dents est seule représentée (fig. 111), est celle d'un individu plus jeune, alors que la première paire de dents présente des denticules sur son bord interne (2). Enfin, la troisième est celle que présente la mâchoire d'un individu jeune au moment du remplacement ; là (fig. 112), toutes les dents ont été figurées très exactement et cette figure peut se superposer avec celle de ma Planche III (fig. 12) représentant cette même mâchoire de remplacement au même stade,

En 1890, la même année où GIARD (3) signalait sa présence sur la côte du Boulonnais en la désignant sous son véritable nom, MALAQUIN (4) la retrouvait à marée basse, dans les racines de Laminaires, et l'identifiait à l'espèce de M. DE SAINT-JOSEPH ; lui aussi remarque que l'appareil maxillaire inférieur peut affecter des formes différentes et observe les formes 1 et 2 décrites par le naturaliste de Dinard.

Tout récemment, MONTICELLI (5) a retrouvé à Naples même l'*Ophryotrocha* dans la cavité du corps de *Cucumaria planci* et conclut à l'identification de l'espèce de CLAPARÈDE et METSCHNIKOFF avec celles de STUDER et de LANGERHANS.

(1) L'Annélide dont la mâchoire est figurée dans notre Planche II, fig. 10, et qui est encore celle du jeune, ne comptait que 15 segments, tandis que l'adulte (Pl. III. fig. 14) comptait 23 segments.

(2) Les denticules que l'auteur figure vers la base et vers la partie supérieure proviennent de ce qu'il a dessiné plusieurs paires de dents vues en projection l'une sur l'autre et semblant n'en faire qu'une.

(3) GIARD, Le Laboratoire de Wimereux en 1889, *Bull. Scientif.*, T. XXII, p. 77.

(4) MALAQUIN, Annélides polychætes du Boulonnais, *Rev. biolog. du Nord*, T. II, 1890-91, p. 381.

(5) FR. SAV. MONTICELLI, Notizia preliminare intorno ad alcuni inquilini degli Holothuroidea del golfo di Napoli, *Monitore Zoologico Italiano*. Firenze, III, n° 12, 31 déc. 1892, p. 250.

En résumé, cette étude nous permet d'établir pour ce type si curieux d'Eunicien la synonymie suivante :

Ophryotrocha puerilis Claparède et Metschnikoff.

1869. *Ophryotrocha puerilis* Claparède et Metschnikoff, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der Chætopoden, Zeits. f. wiss. Zool., T. XIX, p. 184-186, Taf. xiii, fig. 2.

1878. *Ophryotrocha Claparedii* Studer, Beiträge zur Naturg. Wirbelthiere der Kergueland, Archiv. f. Naturgesch. T. XLIV, p 119, Pl. v, fig. 11.

1880. *Paractius littoralis* Levinsen, Om to nye Slægter of arctiske Chætopoda Anneliden, Vidensk. Middels f. im Naturhis. foren. i Kjobenhavn f. Aarene. 1879 og 1870, p. 11, Pl. i, fig. 7-11.

1884. *Staurocephalus minimus* Langerhans, Die Wurmfauna von Madeira, IV Beitrag, Zeits. f. wiss. Zool., T. XL, p. 257, Pl. xv, fig. 16.

1885. *Staurocephalus siberti* Mac Intosh, Notes from the St-Andrews Marine Laboratory, Ann. and Mag. of Nat. Hist., 5 sér., vol. XVI, p. 482-484, Pl. xiii, fig. 5-8.

1886. *Ophryotrocha puerilis* Clap. et Mecz., Viguier, Animaux inf. de la baie d'Alger, Arch. de Zool. Expér., 2e sér., T. IV, p. 417-420, Pl. xxv, fig. 11-17.

1886. *Paractius littoralis* Levinsen, Marenzeller, Die österreichischen polarstation Jan Mayen, T. III, Zool., Wurmer, p. 21 (1).

1888. *Ophryotrocha puerilis* Clap. et Mecz., de Saint-Joseph, Annélides polychætes des côtes de Dinard, Ann. Sc. Nat., Zool., VII sér., T. V, p. 239-240, Pl. x, fig. 96-98.

1888. *Paractius mutabilis* de Saint-Joseph, id., p. 246-251, Pl. x, fig. 103-112.

1890. *Ophryotrocha puerilis* Clap et Metsch. Giard, le Lab. de Wimereux en 1889, Bull. Scient., T. XXII, p. 77.

1890. *Paractius mutabilis* de Saint-Joseph, Malaquin, Ann. polych. du Boulonnais, Rev. biol. du Nord, T. II, p. 381.

1892. *Ophryotrocha puerilis* Clap. et Mecz., Monticelli, Notiz. prelim. intor. ad alc. inquil. degl. Holothuroidea del golfo di Napoli, Monit. Zool. Italiano, III, p. 250.

1893. *Ophryotrocha puerilis* Clap. et Mecz., J. Bonnier, sur l'appareil maxillaire des Euniciens. Compt. Rend. Acad. Séance du 9 mars.

(1) Je donne cette citation d'après de Saint-Joseph, la publication en question n'existant dans aucune des bibliothèques publiques de Paris, pas même dans celle du Museum !

Habitat. Cette Annélide a une aire de dispersion très considérable: elle a été trouvée au Groënland, à l'île Jan Mayen, en Angleterre (à St-Andrews), dans la Manche (Pas-de-Calais et Dinard), dans la Méditerranée (Naples et Alger), à Madère et à l'île Kerguelen.

Nous savons encore peu de choses sur l'éthologie de cette Annélide : le plus souvent on la trouve à la côte vivant dans les algues littorales, au milieu des Ascidies, et des Bryozoaires; d'autres fois, on la recueille dans des pêches pélagiques, mais cependant non loin du rivage ; à Jan Mayen elle a été draguée par 400 mètres de fond et enfin Monticelli à Naples la trouvait constamment pendant l'année 1891, à deux ou trois exemplaires, dans la cavité du corps de chaque *Cucumaria planci* qu'il examinait ; l'année suivante il ne le retrouvait plus.

Nos renseignements sur le cycle évolutif de l'*Ophryotrocha* ne sont guère plus complets : le mâle est inconnu. Sommes-nous en face d'un fait de néoténie, est-ce une forme adulte qui a conservé le caractère larvaire des couronnes ciliaires, alors que chez les autres Euniciens celles-ci disparaissent avec l'âge? La remarquable évolution de l'appareil maxillaire qui atteint à une complexité bien différente de la simplicité de l'appareil primitif, tel qu'on le retrouve chez les *Staurocephalus* semble confirmer cette hypothèse. Ou bien est-ce un fait de progénèse et n'a-t-on observé que des formes larvaires devenues sexuées avant l'âge a lulte sous l'influence d'un facteur que nous ne pouvons encore déterminer. Ce qui pourrait faire pencher vers cette dernière opinion, c'est d'abord la taille si minime pour un représentant d'un groupe auxquels appartiennent des Annélides de taille presque toujours très considérable; et peut-être aussi cette tendance au parasitisme, ou tout au moins au commensalisme, notée à Naples par Monticelli. On peut ajouter aussi les différences dans la taille et dans le nombre d'anneaux chez les individus sexués, sur les divers points de leur habitat.

Il est encore impossible de répondre d'une façon définitive à ces questions, et il serait téméraire, vue notre ignorance absolue sur tant de points, de hasarder des hypothèses que nous ne pouvons encore justifier. Nous ne voulons, pour le moment, qu'attirer l'attention des zoologistes sur les phénomènes de renouvellement et de

changement de forme qui surviennent dans l'évolution à l'appareil maxillaire des Euniciens et montrer qu'il est impossible, dans l'état actuel de la science, de baser une classification définitive de cette famille sur un appareil encore si mal connu.

Paris, 15 Mars 1893.

EXPLICATION DES PLANCHES.

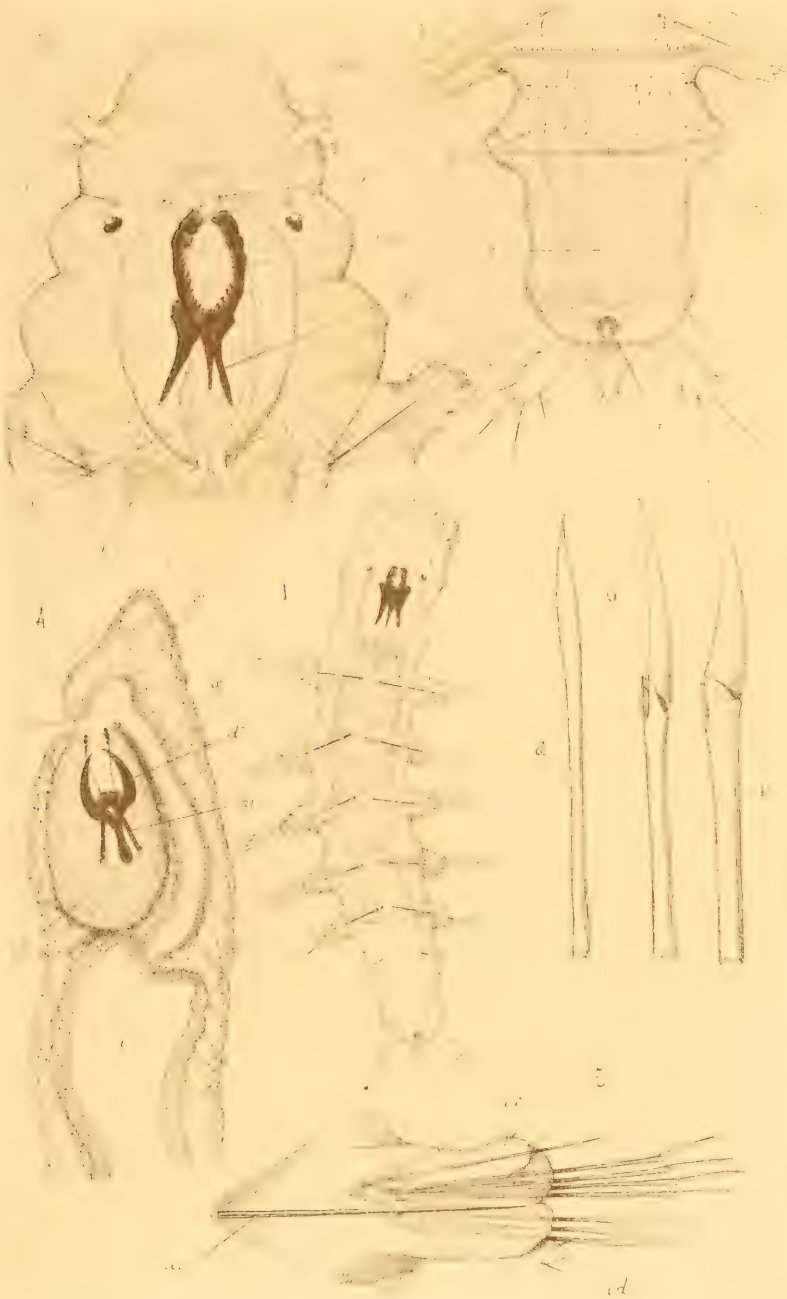
Les figures ont été dessinées à la chambre claire aux grossissements indiqués et ont toutes été également réduites d'un quart par le procédé de reproduction phototypique.

Lettres communes aux planches I à IV :

b, bouche ;
ph, pharynx ;
cp, cavité pharyngienne en cul-de-sac entre les deux mâchoires ;
ms, mâchoire supérieure ;
d I, *d II*...., *d VIII*, les huit dents de chacune des branches de la mâchoire supérieure ;
d 1, *d* 2...., *d* 8, les huit dents de chacune des branches des mâchoires de remplacement;
l, lame chitineuse de soutènement des dents des branches de la mâchoire supérieure ;
l 1, la même lame dans les mâchoires de remplacement ;
mi, mâchoire inférieure ;
œ, œsophage ;
i, intestin ;
r, rectum ;
a, anus.

PLANCHE I.

Fig. 1. — *Ophryotrocha puerilis* Clap. et Metsch ; individu très jeune à cinq segments sétigères, vu par la face dorsale (grossissement 90).



F. Bonnier del. Gluptographie Silvestre & Cie Paris.

J. Bonnier del. *Glyptographie Sylvestre & Cie Paris*

Fig. 2. — Extrémité céphalique d'un individu à quinze segments sétigères, vue par la face dorsale (gross. 240).

an, antenne. — *f*, fossette ciliaire.

Fig. 3. — Extrémité caudale d'un individu à cinq segments sétigères, vue par la face dorsale (gross. 240).

V, cinquième parapode. — *VI*, rudiment du sixième parapode où on distingue déjà l'acicule. — *ca*, cirrhe anal. — *lv*, languette anale ventrale.

Fig. 4. — Coupe longitudinale et médiane (à demi schématique) de l'extrémité antérieure d'un individu adulte, à vingt segments sétigères.

c^1, première couronne de cils vibratils.

Fig. 5. — Parapode d'un individu à dix-neuf segments sétigères, vu par la face ventrale.

cd, cirrhe dorsal rudimentaire. — *cv*, cirrhe ventral rudimentaire. — *ac*, acicule.

Fig. 6. — Soies fortement grossies du parapode précédent.

v, deux soies ventrales vues, l'une de profil, l'autre presque de face. — *d*, soie dorsale vue de profil.

PLANCHE II.

Fig. 7. — Une des deux pièces composant la mâchoire inférieure d'un individu à *cinq* segments sétigères (gross. 585).

Fig. 8. — Appareil maxillaire complet d'un individu à *six* segments sétigères, vu par la face dorsale (gross. 585).

m, manubrium de la mâchoire supérieure.

Fig. 9. — Appareil maxillaire d'un individu à *douze* segments sétigères, vu par la face ventrale (gross. 585).

De chaque côté de la mâchoire supérieure on voit les premiers rudiments des mâchoires de remplacement, dont les seize dents n'ont encore que le bord denticulé chitinisé.

Fig. 10. — Appareil maxillaire d'un individu à *quinze* segments sétigères, vu par la face dorsale (gross. 240).

La mâchoire supérieure interne n'est pas encore disparue et la mâchoire de remplacement est déjà complètement chitinisée. (Voir pour le détail la fig. 12 à la Planche III).

Fig. 11. — Appareil maxillaire d'un individu à *dix-neuf* segments sétigères, vu par la face ventrale (gross. 240).

Les dents de la mâchoire interne, destinée à disparaître, sont sensiblement égales, tandis que celles de la mâchoire de remplacement sont fortement inégales (Voir pour le détail la fig. 13 à la Planche III).

PLANCHE III.

Fig. 12. — Branche gauche de la mâchoire de remplacement de la figure 10 (gross. 585).

Fig. 13. — Extrémité distale de la branche gauche de la mâchoire de remplaceemnt de la figure 11 (gross. 585).

Fig. 14. — Appareil maxillaire d'un individu adulte à *vingt-trois* segments, vu par la face ventrale (gross. 240).

Fig. 15. — Extrémité distale de la branche gauche de la mâchoire supérieure figurée ci-dessus (gross. 585).

Nota. — Pour se rendre compte exactement des changements de dimensions de l'appareil maxillaire, depuis la larve à cinq segments sétigères jusqu'à l'adulte à vingt-trois segments sétigères et plus, le lecteur doit remarquer que le premier (fig. 8) et le second stade (fig. 9), ont été dessinés à un même grossissement (585), ainsi que les détails des trois autres stades (fig. 12, 13, 15), et que les trois derniers stades (fig. 10, 11, 14) ont été figurés en un même grossissement également, mais beaucoup plus faible (240).

J. Bonnier del.

Cliptographie Silvestre & Cie Paris

Glyptographie Silvestre & Cie Paris

PLANCHE IV.

Coupes transversales de l'extrémité antérieure d'un individu adulte. Cette partie du corps de l'animal a été débitée en XXXI coupes, la première intéressant l'extrémité céphalique, et la dernière ayant été pratiquée au niveau où commence l'ovaire.

Fig. 16. — Coupe IX montrant, dans la cavité pharyngienne, l'extrémité distale de la mâchoire supérieure et la partie antérieure de l'œsophage cilié.

Fig. 17. — Coupe XI, avec les dernières dents de la mâchoire supérieure et la partie antérieure de la cavité buccale.

Fig. 18. — Coupe XIV, au niveau de la bouche et de la communication de la cavité du pharynx et de l'œsophage; l'extrémité de la grande dent droite de la mâchoire supérieure est restée entière, tandis que la gauche a été sectionnée.

Fig. 19. — Coupe XXVII, montrant le grand développement de la cavité du pharynx, au niveau de la partie distale de la mâchoire inférieure.

Fig. 20. — Coupe XXVIII, réduction de la cavité du pharynx.

Fig. 21. — Coupe XIX, avec la base de la mâchoire inférieure.

Fig. 22. — Coupe XXI, au niveau du premier parapode.

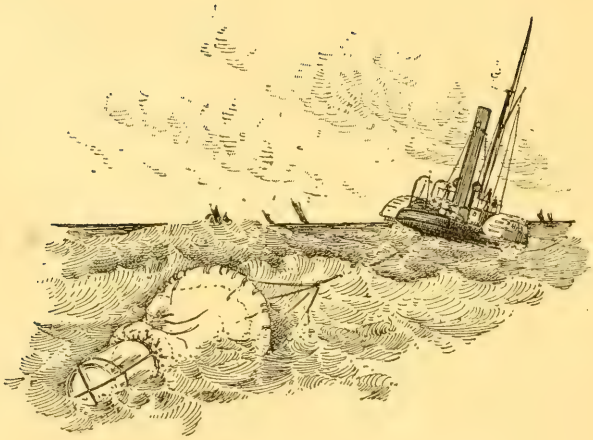
Fig. 23. — Coupe XXIII, au niveau de la base des grandes dents de la mâchoire supérieure, et du commencement de l'intestin.

Fig. 24. — Coupe XXIV, au niveau du manubrium de la mâchoire supérieure.

Fig. 25. — Coupe XXVI, au niveau de la base du manubrium de la mâchoire supérieure et de l'ouverture de l'œsophage dans l'intestin.

Fig. 26. — Coupe XXVIII, au niveau de la base de l'appareil maxillaire.

Fig. 27. — Coupe XXXI, au niveau du commencement de l'ovaire (troisième segment sétigère).



PARASITISME ORGANIQUE ET PARASITISME SOCIAL

PAR

JEAN MASSART, assistant à l'Institut botanique, ET ÉMILE VANDERVELDE, docteur spécial en Économie politique,

(Université de Bruxelles)

I.

FORMES DIVERSES DU PARASITISME.

INTRODUCTION.

Ce travail ne contient guère que des faits connus, des exemples classiques, qui sont cités dans tous les traités de botanique, de zoologie et de sociologie (1). Nous nous sommes bornés à les rapprocher, dans le but de mettre en lumière les rapports qui existent entre le parasitisme organique et le parasitisme social.

A ce double point de vue, l'on peut dire que *le parasite est un être qui vit aux dépens d'un autre, sans le détruire et sans lui rendre de services.*

(1) V. *in fine* la liste des ouvrages à consulter. Nous avons cru pouvoir nous dispenser de surcharger notre texte de citations.

Cette définition contient deux éléments essentiels :

1° Le parasite est inutile ou nuisible à son hôte; il n'y a pas entre eux échange de services.

2° D'autre part, il ne le détruit pas, ou, du moins, il n'a pas avantage à le détruire.

Si l'une ou l'autre de ces conditions vient à manquer, il n'y a pas *parasitisme*, mais bien *mutualisme*, ou *prédatisme*.

Les prédateurs vivent aux dépens d'autrui, mais ils détruisent leur proie : c'est la mort de celle-ci qui les fait vivre, tandis que c'est la vie de sa victime qui empêche le parasite de mourir : le Tænia du Chat, par exemple, ne pourrait guère survivre à l'animal qu'il habite ; il a donc intérêt à ne pas le tuer.

D'autre part, dès qu'il y a échange de services entre deux êtres, on ne peut considérer l'un comme vivant en parasite de l'autre. Ce sont des relations de mutualisme et non de parasitisme qui existent entre l'homme et les animaux domestiques, les fourmis et les pucerons qui leur servent de bétail, les insectes qui fécondent les fleurs et les fleurs qui fournissent du nectar aux insectes. Certes, il arrive souvent que l'inégalité des services soit fort grande : la domestication confine parfois à l'esclavage, le maître devient, à peu de chose près, le parasite de l'esclave ou de l'animal qu'il est parvenu à s'approprier. Néanmoins, tant qu'il y a, même dans une faible mesure, réciprocité dans les services, on ne peut pas dire qu'il y ait, à proprement parler, parasitisme. C'est ainsi, par exemple, que chez *Bonellia viridis*, gros ver marin, en forme de sac, d'une belle couleur verte, les mâles microscopiques vivent à plusieurs dans les organes génitaux de la femelle : ce ne sont cependant pas des parasites puisqu'ils sont indispensables à la fécondation. Le parasitisme sexuel n'est possible qu'en matière sociale, où des relations de ce genre peuvent n'avoir pas pour but la propagation de l'espèce.

Au surplus, il est nécessaire d'ajouter que l'on trouve toutes les transitions imaginables entre le prédatisme, le mutualisme et le parasitisme. Des classifications de ce genre sont toujours conventionnelles et ne répondent pas à une limite tracée par la nature entre les divers groupes de phénomènes.

La même observation s'applique à la question qui fait l'objet de notre premier chapitre, savoir s'il faut ranger parmi les parasites,

les seuls êtres qui vivent de la substance d'autrui (parasitisme de nutrition), ou bien encore ceux qui lui empruntent seulement la force ou la livrée.

Nous traiterons ensuite de l'évolution du parasitisme et de l'influence qu'exerce la vie parasitaire sur le parasite et sur sa victime ; nous étudions en même temps le parasitisme organique et le parasitisme social.

Cette étude paraît également dans « *La Société Nouvelle* ».

1. *PARASITISME ORGANIQUE.*

§ 1. Parasitisme de Nutrition.

Un être peut pourvoir à sa subsistance de bien des manières différentes, qui, du reste, ne sont pas nettement tranchées et ne s'excluent pas.

I. Il peut emprunter sa nourriture directement à la matière inorganique : α) *Holophytisme.*

II. Ou bien, la tirer de substances complexes :

A. En utilisant les détritus, déjections ou cadavre, d'un autre être vivant : β) *Saprophytisme*, *Coprophagisme*, *Nécrophagisme.*

B. En vivant de la substance même d'un autre être, soit qu'il le détruise : γ) *Prédatisme.*

Soit qu'il l'exploite : δ) *Parasitisme.*

Soit qu'il lui rende des services en échange de la nourriture que son hôte lui fournit : ε) *Mutualisme.*

Dans un même groupe, celui des Infusoires, nous trouvons réunis ces divers modes de nutrition : il existe une espèce de *Vorticella*, étudiée par M. Engelmann, qui possède en propre de la chlorophylle et vit par conséquent en holophyte, comme les végétaux. Les Opalines sont des coprophages : elles habitent le rectum de la grenouille et se nourrissent de ses résidus digestifs. Le prédatisme se rencontre chez la plupart des autres Infusoires, qui mangent des animaux ou des végétaux inférieurs. Enfin, les Acinètes s'établissent en parasites dans ces prédateurs, et il existe des espèces mutualistes (*Para-*

mæcium bursaria) qui hébergent des algues vertes en échange de la nourriture carbonée que celles-ci empruntent à l'anhydride carbonique. Dans cette association d'êtres microscopiques, nous retrouvons donc l'image réduite de l'action réciproque de la vie animale et de la vie végétale à la surface du globe : les animaux mangent, il est vrai, les végétaux, mais ils rendent à l'atmosphère le carbone qu'ils prennent aux plantes et restituent à la terre les éléments qu'ils lui empruntent.

Chez les animaux et les végétaux proprement dits, les modes de nutrition se spécialisent et n'offrent plus l'étonnante variété qui existe chez les Infusoires. C'est ainsi que les Phanérogames sont presqu'exclusivement holophytes et que les Vertébrés sont, à de rares exceptions près, des prédateurs, tandis que la plupart des Champipignons Basidiomycètes sont saprophytes et que les Vers Cestodes sont parasites.

De ces différentes formes de nutrition, il est évident que la première en date, c'est l'holophytisme. On ne saurait en effet concevoir que les êtres vivants qui ont apparu d'abord sur la terre aient pu se nourrir aux dépens d'autre chose que de la matière inorganique.

Les holophytes ont dû, nécessairement, être suivis par des êtres capables de se nourrir de détritus et, par conséquent, de faire rentrer les éléments de ceux-ci dans la nature inorganique. La présence des saprophytes est indispensable à la conservation de la vie. Si les saprophytes, les coprophages et les nécrophages venaient à disparaître, les cadavres et les déjections s'entasseraient à la surface du globe, toute la matière utilisable par les animaux ou les végétaux s'enfouirait dans ces restes, et, comme il n'y aurait plus personne pour les restituer à la terre, celle-ci ne tarderait pas à se transformer en un gigantesque charnier.

C'est donc seulement après les holophytes et les saprophytes, qu'ont pu apparaître les plantes et les animaux prédateurs, mutualistes ou parasites.

Ces derniers peuvent dériver d'espèces qui pourvoient à leur subsistance de l'une ou l'autre des quatre manières que nous venons d'énumérer : les Rhinanthées parasites dérivent des Scrophularinées holophytes ; les Champignons qui vivent aux dépens d'autres végétaux proviennent d'espèces saprophytes ; les Cirripèdes qui exploitent les Crabes ont eu pour ancêtres des Crustacés carnassiers et

les Bourdons qui volent le nectar des Linaires, ont commencé par le prendre en échange du service de les polliner.

Les origines du parasitisme, sur lesquelles nous reviendrons en détail, à propos de son évolution, suffisent à expliquer pourquoi il n'existe pas une ligne de démarcation absolue entre ce mode de nutrition et les autres formes dont il dérive. Dans un grand nombre de cas, le parasite ne fait que des emprunts partiels à son hôte et mène, pour le surplus, une existence indépendante ; mais il va sans dire que le parasitisme est d'autant plus accentué, et ses conséquences plus apparentes, qu'il doit faire moins d'efforts pour subvenir à son entretien et s'assimiler la nourriture qu'il emprunte à autrui. Nous allons le montrer successivement pour les divers modes de nutrition qui ont été indiqués au début de ce paragraphe.

I. Les plantes holophytes tirent leur nourriture de deux sources principales : le sol, auquel elles empruntent l'eau et les matières minérales ; l'atmosphère qui leur fournit le carbone.

Certaines plantes parasites, telles que le Gui, ne prennent à leur hôte que l'eau et les matières inorganiques provenant du sol ; aussi ne leur manque-t-il que les racines.

D'autres, l'Orobanche ou la Cuscute, par exemple, empruntent à leurs victimes la matière organisée elle-même ; elles peuvent, par conséquent, se passer, non seulement des racines, mais encore des feuilles. C'est dans les feuilles en effet que la plante fabrique, à l'aide de matériaux provenant à la fois du sol et de l'atmosphère, les molécules complexes qui constituent sa substance.

II. Chez les êtres qui présentent d'autres modes de nutrition que l'holophytisme, tels que les animaux, ou bien, les champignons et autres végétaux saprophytes, le degré du parasitisme dépend également de la somme d'efforts dont le parasite parvient à se dispenser.

A. Les parasites qui vivent aux dépens des animaux, offrent une complexité organique plus ou moins grande selon le moment auquel ils empruntent la nourriture à leur hôte.

C'est ainsi que les Crustacés Isopodes, qui vivent dans la bouche des Poissons, prennent leurs aliments au moment où ceux-ci viennent d'être saisis et avant qu'ils n'aient subi aucun phénomène

de digestion : aussi ont-ils dû conserver tous les organes digestifs. (M. Van Beneden donne à ce genre de parasites, le nom de commensaux).

Les Vers et les animaux de toutes sortes, qui habitent le tube digestif, nous offrent un degré plus avancé de parasitisme : ils prennent l'aliment quand celui-ci a été plus ou moins digéré et c'est pourquoi ils peuvent se passer, et manquent généralement, des organes propres à rendre les aliments absorbables.

Enfin, les parasites qui vivent dans le sang et les tissus, et prennent par conséquent la substance complètement assimilée, sont le plus souvent dépourvus de tout appareil digestif ; ils n'ont qu'à laisser diffuser vers leur intérieur les substances du milieu nutritif qui les baigne.

B. Certaines espèces saprophytes, coprophages ou nécrophages se sont complètement transformées en parasites, d'autres ont conservé leur ancien mode de nutrition, mais présentent néanmoins des caractères qui les rapprochent plus ou moins du parasitisme.

C'est ainsi que les spores de certains Champignons Ascomycètes coprophiles ne peuvent germer que si elles passent au préalable par le tube digestif d'un animal, le lapin par exemple. Grâce à leur mode de nutrition, ces champignons, comme tous les autres d'ailleurs, peuvent se passer de chlorophylle.

Un autre exemple nous est offert par les Oxyures vermiculaires, qui habitent le rectum de l'homme et utilisent ses déjections, mais qui, en même temps, vivent à ses dépens puisqu'ils lui empruntent un gîte.

Dans l'un et l'autre de ces deux cas, il n'y a évidemment pas parasitisme de nutrition, mais nous sommes tout naturellement amenés à étendre, par analogie, la notion du parasitisme, et à parler de ce que nous considérons comme un second mode d'exploitation parasitaire : l'emprunt de la force.

§ 2. Parasitisme par emprunt de la force.

Appartiennent à cette catégorie, les êtres qui empruntent à autrui une partie de sa force physique.

On ne les considère généralement pas comme des parasites, bien

qu'il soit évident que l'on puisse vivre aux dépens d'autrui, non seulement en lui prenant sa substance, mais encore en lui prenant sa force. Il va sans dire que c'est là une question de définition, mais il nous paraît utile de classer sous une même rubrique des phénomènes comme l'emprunt de la livrée, de la force et de la nourriture, entre lesquels il existe des liens très intimes qui restent souvent inaperçus parce qu'on les étudie séparément.

Chez les plantes, nous rencontrons donc, à côté du parasitisme de nutrition, le parasitisme de support : tantôt elles s'installent directement sur leur hôte (plantes épiphytes) ; tantôt elles s'y accrochent pour étaler à peu de frais leurs feuilles à la lumière (plantes grimpantes et volubiles).

Les animaux qui appartiennent à la même catégorie de parasites, empruntent d'ordinaire à leur hôte, non seulement le support, mais encore la mobilité.

Tels sont, par exemple, les Remoras, petits poissons qui s'amarrent au flanc des Requins au moyen d'un appareil particulier agissant comme une ventouse, ou bien encore les petits Acariens qui s'accrochent aux gros Bousiers violets que l'on trouve sur les grand'routes et se font transporter par eux de fumier en fumier.

Beaucoup d'animaux parasites se bornent à demander à leur hôte un gîte et un abri. C'est le cas, notamment, pour les Pinnothères, ces Crustacés de la grosseur d'une noisette, qui vivent entre les valves des Modioles et autres Lamellibranches, et qui s'y réfugient chaque fois qu'un danger quelconque les force à interrompre leurs chasses.

Ajoutons que, dans le même but de protection, le Pagure ou Bernard l'Hermite, loge son abdomen mou et dépourvu de carapace dans la coquille vide d'un mollusque. Étant donné que celui-ci est mort, il n'y a évidemment pas, dans cette espèce, parasitisme de support, — de même qu'il n'y a pas parasitisme de nutrition chez les êtres qui vivent de cadavres. Dans l'un et l'autre cas, l'animal ne vit pas aux dépens d'autrui, mais aux dépens de sa dépouille.

§ 3. Parasitisme de livrée.

Il y a parasitisme de livrée, ou parasitisme mimétique, lorsqu'un être en imite un autre, le mime par sa forme et par ses couleurs,

dans le but de tirer un bénéfice quelconque de cette ressemblance. Ce qui rattache cette imitation au parasitisme c'est qu'elle est nécessairement préjudiciable à celui qui en est l'objet.

Nous allons le démontrer par quelques exemples tirés des divers modes de mimétismes.

1° Une espèce carnassière mime une espèce inoffensive de manière à pouvoir approcher de ses proies sans les effrayer.

2° Une espèce en copie une autre dans le but de pouvoir s'en approcher facilement pour lui causer quelque préjudice.

3° Une espèce faible et comestible imite une espèce bien défendue et non comestible dans le but d'échapper à ses ennemis.

Nous citerons parmi les parasites mimétiques du premier groupe, les Araneides qui simulent des Fourmis. Il n'est pas douteux que cette simulation soit, dans une certaine mesure, désavantageuse pour les animaux imités, car elle les expose, malgré leurs mœurs paisibles, à être pris pour des malfaiteurs et traités comme tels.

Le préjudice est bien plus évident encore lorsqu'une espèce en copie une autre dans le but de l'attaquer plus facilement.

Bates a trouvé sur les bords du fleuve des Amazones, une espèce de Mante qui ressemble parfaitement aux Termites dont elle fait sa nourriture. C'est le loup qui s'est affublé de la peau de l'agneau (1).

Dans le cas ou le mimétisme est purement défensif, on ne voit pas clairement, à première vue, que l'espèce mimante cause un dommage à l'espèce mimée. Il en est cependant ainsi et l'exemple que nous donnons le fera bien voir.

Dans les forêts tropicales vivent des papillons que leur saveur nauséabonde protège contre les attaques des oiseaux et qui se signalent à ceux-ci par une brillante coloration prémonitrice. Ces papillons, (Héliconides), sont copiés par d'autres papillons, (Piérides) comestibles, ceux-là, avec une exactitude telle que leurs ennemis s'y méprennent, que les entomologistes s'y sont trompés et que souvent même, les mâles d'une espèce font des avances aux femelles d'une autre espèce. Grâce à cette ressemblance, les Piérides ne sont pas

(1) Fredericq. La lutte pour l'existence chez les animaux marins, p. 119.

inquiétés par les Oiseaux qui ont goûté les Héliconides, mais, d'autre part, et c'est en cela que réside le préjudice, ces derniers sont maintes fois attaqués par de jeunes Oiseaux qui ont commencé par s'en prendre à des Piérides.

Il est à remarquer que dans les forêts habitées par ces deux groupes de papillons, les Héliconides, qui sont réellement protégés, sont beaucoup plus nombreux que les Piérides, protégés seulement par leur apparence. Ces derniers ne peuvent, en effet, retirer un avantage de leur ressemblance, que si, dans la plupart des cas, l'Oiseau insectivore se trouve en présence d'un Héliconide non comestible. Dans le cas contraire, les Oiseaux, ayant l'habitude de s'attaquer à des animaux comestibles, auraient bientôt détruit la minorité nauséabonde et la majorité succulente.

L'observation que nous venons de faire au sujet de la supériorité numérique des Héliconides exploités sur les Piérides exploiteurs, n'est qu'un cas particulier d'une loi générale en matière de parasitisme ; dans le parasitisme de nutrition, la victime doit être plus grosse que celui qui en vit ; dans le parasitisme de support, elle doit être plus forte ; enfin, dans les cas de parasitisme de livrée, l'espèce copiée doit compter un plus grand nombre d'individus.

Il en est ainsi, par exemple, pour *Lamium album*, cette Labiée à fleurs blanches, qui emprunte aux Orties leur forme caractéristique. L'Ortie se défend contre les herbivores au moyen de ses poils urticants, et le Lamier, qui ne possède pas les mêmes armes, bénéficie de la crainte qu'inspire son sosie. En revanche, il peut arriver que celui-ci soit attaqué par des animaux qui, précédemment, auraient fait leur nourriture de Lamier.

Une remarque à faire, et qui s'applique du reste à toutes les espèces mimétiques, c'est que le Lamier a la même distribution géographique et habite les mêmes lieux que l'Ortie. Ainsi donc, le parasitisme mimétique, tout aussi bien que les autres formes du parasitisme organique, exige des rapports directs entre les exploiteurs et les exploités.

Du reste, entre les diverses espèces de parasitisme, il existe encore d'autres rapprochements qu'il est intéressant de signaler. Nous avons vu précédemment que les formes les moins définies du parasitisme de nutrition se confondent avec le saprophytisme et que, de même, le parasitisme de support, chez les Pinnothères, confine à

l'utilisation, par le Bernard l'Hermite, de la coquille d'un mollusque mort. En matière de mimétisme, il existe des phénomènes analogues : certains Lépidoptères et notamment *Kallima paralecta*, ressemblent à des feuilles mortes ; d'autres Insectes prennent la forme et la couleur des excréments de chenilles ; il y a des Arthropodes qui ont l'apparence de déjection ou de cadavres : c'est ainsi notamment que, parmi les Arachnides, *Ornithoscatoïdes decipiens* doit son nom à sa ressemblance extraordinaire avec un excrément d'Oiseau ; à la faveur de ce déguisement, il peut saisir les Papillons qui se posent sur les déjections.

On pourrait pousser encore plus loin le parallélisme entre les trois modes d'exploitation parasitaire : nous avons vu que le parasitisme de nutrition, chez les végétaux, se relie à l'holophytisme par des transitions insensibles ; d'autre part, beaucoup de plantes qui vivent ordinairement sur les troncs d'arbres peuvent aussi se fixer sur les rochers ou sur le sol, et nous descendons ainsi jusqu'au support minéral, de même qu'en partant de la nutrition parasitaire, nous avons abouti à la nutrition minérale. Enfin, pour ce qui concerne la livrée, après l'imitation d'un être vivant, puis d'un être mort ou de ses déjections, nous arrivons en dernière analyse à l'homochromie, c'est-à-dire à l'emprunt par certains organismes de la teinte générale du milieu inorganique dans lequel ils vivent. C'est ce qui explique la couleur blanche des animaux polaires, la teinte fauve ou isabelle des animaux du Sahara et la transparence presque absolue de la faune pélagique.

Sans sortir de l'ordre des Insectes, on peut trouver toute la série des transitions depuis l'homochromie jusqu'au parasitisme mimétique. Les Charançons des dunes ont la teinte claire du sable et les Sauterelles vertes ont la même couleur que l'herbe. Beaucoup de chenilles, et notamment les Géométrides, prennent lorsqu'on les inquiète l'aspect de petites brindilles desséchées ; nous avons vu que certains Lépidoptères ont d'une manière permanente l'apparence de feuilles mortes. Enfin, les Volucelles, qui sont de grosses mouches, ont exactement la même livrée que les Bourdons, qui appartiennent à un autre ordre d'Insectes. Elles profitent de cette ressemblance pour aller pondre leurs œufs dans les nids des Bourdons, et les larves qui naissent de ces œufs consomment le miel et les provisions que les Hyménoptères destinaient à leur propre progéniture.

2. *PARASITISME SOCIAL.*

§ 1. Différences entre le parasitisme organique et le parasitisme social.

Les trois modes d'exploitation que nous venons de décrire — emprunt des moyens d'existence, de la force ou de la livrée — se retrouvent en matière sociale, mais avec des caractères distinctifs qu'il importe de déterminer tout d'abord.

La différence essentielle, fondamentale, entre le parasitisme organique et le parasitisme social, c'est que ce dernier — sauf quelques exceptions dont nous allons parler — n'existe qu'entre des êtres appartenant à la même espèce. Le parasitisme organique, au contraire, n'est possible qu'entre des êtres appartenant à des espèces différentes. En effet, on ne pourrait pas concevoir qu'un animal ou une plante fasse sa nourriture de son semblable, sans le détruire, ou lui emprunte de la force d'une manière permanente, sans l'épuiser. Encore moins peut-il être question de parasitisme mimétique, puisqu'ils sont de même espèce et ont naturellement une livrée identique.

Si le parasitisme organique est impossible dans le cercle d'une seule espèce, le parasitisme social, par définition, ne peut exister qu'entre des êtres vivant en société. Or, les groupes sociaux se composent toujours, ou du moins presque toujours, d'individus appartenant à la même espèce : Abeilles, Fourmis, Castors, Hommes, etc.

On peut, il est vrai, citer quelques cas où des animaux vivent en parasites de sociétés animales appartenant à d'autres espèces : c'est ainsi que l'on trouve dans les fourmilières des Cloportes aveugles qui ne rendent aucun service et vivent aux dépens de la communauté. De même encore, les Stercoraires, qui sont des oiseaux pillards, suivent les bandes de Mouettes pour leur voler les poissons qu'elles pêchent. Nous sommes ici aux confins du parasitisme social et du parasitisme organique, et cela montre une fois de plus qu'il n'existe pas de lignes de démarcation tranchées dans la nature. C'est à peine s'il existe une différence entre le parasitisme des Stercoraires et celui des Crustacés Isopodes qui vivent dans la bouche des poissons et s'emparent des petits animaux que ceux-ci viennent de saisir.

Quoi qu'il en soit, faisant abstraction de ces formes indécises, on peut dire que le parasitisme social n'existe qu'entre des êtres de même espèce, et que tous les autres caractères qui les distinguent du parasitisme organique ne sont que des corollaires de cette première distinction.

Nous allons les énumérer brièvement :

1° Les parasites sociaux ne vivent jamais aux dépens de la substance d'autrui ; ils lui empruntent seulement, en tout ou en partie, leurs moyens d'existence et spécialement — dans les cas qui se rapprochent le plus du parasitisme organique — sa nourriture.

2° Les parasites sociaux sont des individus, tandis que les parasites organiques sont des espèces. Les parasites organiques ont évolué lentement, et par sélection naturelle, dans la voie du parasitisme ; aussi leurs caractères et leur spécialisation sont-ils héréditaires. Les parasites sociaux, au contraire, acquièrent individuellement les aptitudes parasitaires et ne transmettent pas à leurs descendants ces caractères acquis et personnels. Le Tœnia ne peut engendrer que des Tænias, mais le *parasite-né* n'existe pas en matière sociale. Il est bien vrai que les dégénérés donnent naissance à des dégénérés et que les héréditairement-favorisés transmettent ces privilèges à leurs descendants ; mais cela n'exige pas que ceux-ci deviennent nécessairement des parasites, et surtout qu'ils appartiennent à la même catégorie de parasites que leurs parents. Ce qui crée le parasitisme social c'est l'imitation, qui joue dans la vie des sociétés, ainsi que l'a démontré M. Tarde, un rôle aussi important que l'hérédité en matière biologique.

3° Lorsqu'on étudie le parasitisme social, il faut se placer au point de vue de la collectivité, et non pas de l'individu ou des individus directement attaqués. Les usuriers, les escrocs et autres malfaiteurs doivent être considérés comme des parasites du corps social et non pas de telle ou telle de leurs victimes, de même que les Trichines, pour le naturaliste, sont des parasites du porc et non pas des cellules ou des organes qu'elles attaquent. Il peut arriver que l'individu exploité par un parasite social, trouve très naturel, et même, dans le cas de prostitution, très agréable qu'on l'exploite ; mais c'est la société qui est attaquée dans sa substance, c'est-à-dire, dans son revenu.

4° D'une manière générale on peut dire que le parasitisme social offre des caractères plus instables et beaucoup moins tranchés que le parasitisme biologique. Le même individu peut présenter à la fois plusieurs modes de parasitisme et il n'existe pas une ligne de démarcation absolue entre le parasitisme de nutrition, le parasitisme par emprunt de la force et le parasitisme mimétique. C'est ainsi qu'un sinécuriste sera simultanément parasite de ceux qui le paient, de ceux qui le protègent et auxquels il emprunte la force sociale qui lui procure de l'avancement, et, enfin, des autres fonctionnaires dont il porte le titre et qu'il discrédite par sa paresse. De même, un mendiant valide qui simule une infirmité quelconque, vit en parasite, non seulement de la société qui l'entretient, mais encore des infirmes auxquels il fait tort en les contrefaisant.

§ 2. Parasitisme par emprunt des moyens d'existence.

En parlant des modes de nutrition, nous avons vu que les êtres vivants tirent leur nourriture, soit de la matière inorganique, soit des détritus, déjections ou cadavres, soit encore de la substance même d'autres êtres vivants. De même, dans la vie économique des sociétés, les membres d'un groupe social peuvent se procurer leurs moyens d'existence de trois manières différentes :

1° En les empruntant directement à la nature ;

2° En utilisant les résidus de la production et de la consommation ;

3° En s'appropriant une partie des matières premières que d'autres ont tirées du sol.

Le premier de ces modes d'existence, qui a une importance prépondérante dans les sociétés animales et les tribus sauvages, appartient, à un degré supérieur de l'évolution, aux classes qui se livrent à la chasse, à la pêche, à l'agriculture et aux industries extractives. Ce sont les seules professions que les Physiocrates considéraient comme productives, parce que seules elles fournissent les matériaux de toute richesse, matériaux que les autres industries se bornent à mettre en œuvre.

Dans le second groupe, que l'on pourrait appeler les saprophytes sociaux, nous rangeons les individus qui parviennent à vivre en

utilisant des choses abandonnées par leurs producteurs ou leurs propriétaires. Tels sont, par exemple, les glaneurs, les fripiers, les chiffonniers, les coureurs de grèves, les ramasseurs de crottins et de bouts de cigares, ou bien encore ces êtres interlopes, qui grouillent dans les quartiers pauvres des villes de l'Orient, et que FLAUBERT appelle les *Mangeurs de choses immondes.*

Le troisième groupe, enfin, se compose de tous ceux qui, sans rien tirer directement de la nature, prélèvent cependant une part des produits récoltés par d'autres. Les individus qui appartiennent à ce dernier groupe peuvent être des prédateurs, des mutualistes ou des parasites.

Il y a prédatisme, lorsque, pour se procurer des moyens d'existence, ils détruisent la communauté à laquelle ils s'attaquent. C'est ce qui se présente non seulement dans les guerres sans merci que se livrent les sauvages et les barbares, mais aussi dans les combats acharnés qui se produisent fréquemment entre certaines espèces de Fourmis et de Termites.

Nous appelons mutualistes, ceux qui échangent des services avec les travailleurs qui leur fournissent la matière première. Tel est le cas pour les gens employés dans l'industrie manufacturière, l'industrie des transports, le commerce, les services personnels, les emplois et fonctions publiques. La même division du travail existe dans quelques communautés animales, et spécialement dans les sociétés de Fourmis où l'on trouve, à côté de celles qui font la récolte, des ouvrières qui se bornent à construire les greniers, engranger les moissons, ou contribuer à la défense. Il y a même chez une espèce exotique, des individus auxquels on a donné le nom de *fourmis-réservoirs* parce que leurs fonctions paraissent se borner à emmagasiner dans leur abdomen, gonflé comme une outre, le miel récolté par les autres.

Viennent enfin les parasites, qui peuvent dériver de toutes les catégories précédentes. Ce peuvent être aussi bien des agriculteurs enrichis et fainéants que des fonctionnaires sinécuristes ou des guerriers transformés en larrons. D'une manière générale, nous rangeons dans cette catégorie les individus ou les groupes sociaux qui sont inutiles ou nuisibles à la communauté qui les entretient.

Les procédés que ces parasites emploient pour arriver à leur fin,

qui est de consommer sans produire, peuvent se classer comme suit :

1° Dol ou violence ;

2° Exploitation de la débauche et des passions sexuelles ;

3° Occupations de fonctions inutiles ;

4° Appropriation privée des moyens de production.

Nous diviserons donc les parasites sociaux en quatre groupes : parasites prédateurs, parasites sexuels, parasites politiques et parasites propriétaires. Ce n'est pas, bien entendu, que nous prétendions taxer de parasitisme tous les rentiers et tous les sinécuristes : il en est, à coup sûr, qui mettent leurs loisirs à profit pour faire des travaux non lucratifs, mais néanmoins utiles à la communauté qui les entretient. Seulement, il n'est guère contestable, d'autre part, que partout où des fonctions inutiles et des privilèges héréditaires donnent à des groupes plus ou moins nombreux la faculté de ne rien faire, il y a toujours beaucoup d'individus qui abusent de cette faculté.

Ceci dit, remarquons, avant d'entrer dans plus de détails, que le parasitisme social, de même que le parasitisme organique, est d'autant plus accentué que le parasite doit faire moins d'efforts pour exploiter sa victime.

I. Les *parasites propriétaires* représentent donc la forme idéale du parasitisme : ce sont les Tænias du corps social. La richesse leur advient aussi facilement que la matière nutritive au Ver solitaire ; le prélèvement capitaliste s'opère automatiquement pour ainsi dire. Dès l'instant où vous possédez des terres, des maisons ou des capitaux industriels, vous pouvez, comme dit Henry George, vous asseoir et fumer votre pipe, vous pouvez vous coucher comme les lazzaroni de Naples ou les leperos du Mexique, vous pouver monter en ballon ou creuser un trou dans la terre et, sans rien faire, sans augmenter d'un iota la richesse de la communauté, vous toucherez tranquillement vos loyers, vos fermages ou les intérêts de vos capitaux.

II. Les *parasites politiques*, c'est-à-dire toutes les variétés de sinécuristes, depuis les courtisans les plus dorés jusqu'aux ronds-

de-cuir les plus obscurs, ne doivent pas déployer une activité beaucoup plus grande que les parasites propriétaires. Tout au plus font-ils semblant d'exercer des fonctions utiles, et encore y a-t-il quantité d'exemples qui prouvent que le respect des traditions peut être assez fort pour qu'on ne supprime pas, et même qu'on établisse, des fonctions manifestement inutiles. M. TAINE, dans son *Ancien régime*, fournit la liste complète des emplois dits *gracieux* qui existaient à la Cour de Versailles ; il en est de réellement extraordinaires. L'intendant des chasses touchait 18,000 livres de rente pour donner sa signature deux fois par an ; la garde du lit de la Reine en recevait 12,000, bien que l'on ignorât les attributions de cette charge, rétablie au XVIIIe siècle et qui n'avait plus existé depuis Anne d'Autriche. Citons encore les deux porte-chaise du Roi, qui venaient tous les matins, en habit de velours, l'épée au côté, vérifier, et vider s'il y avait lieu, l'objet de leurs fonctions; cette charge valait à chacun d'eux 20,000 livres par an.

Quantité d'exemples analogues se retrouvent encore dans l'Angleterre actuelle, le pays classique des survivances mediœvales, embaumées dans le milieu moderne, comme des insectes dans un morceau d'ambre. V. HUGO a peut-être inventé ce mirifique parasite, le Déboucheur des Bouteilles de l'Océan, mais, à coup sûr, le Lord Gardien des Cinq Ports, ce courtisan qui n'a peut-être jamais mis les pieds sur les docks, touche autant d'émoluments et fait aussi peu de besogne.

III. Les *parasites sexuels,* ce sont tous ceux qui vivent de la débauche d'autrui, en trafiquant de leur personne (prostitution) ou bien en exploitant celle des autres (proxénétisme). Les variétés de proxénètes sont extrêmement nombreuses. Bornons-nous à citer, les parents qui vivent de la prostitution de leurs enfants, les maris qui exploitent leur femme, les tenanciers des maisons de tolérance, qui servent de trait-d'union entre le parasitisme sexuel et le parasitisme propriétaire, les multiples variétés de souteneurs, depuis le *marlou* des barrières jusqu'au *lanceur* du demi-monde, et autres formes larvées du maquerellage.

Les parasites sexuels ne peuvent se confiner dans l'immobilisme des rentiers ou des sinécuristes. Pour se procurer des moyens d'existence, ils doivent agir, mettre en œuvre certaines facultés

spéciales : la prostituée doit faire des efforts pour attirer la clientèle, le souteneur pour conserver sa *marmite*, le tenancier pour diriger son commerce. Par conséquent, bien que leur dégradation soit généralement plus grande, parce que leurs conditions d'existence sont déplorables, il n'en est pas moins vrai que leur parasitisme est moins accentué que celui des oisifs de la première et de la deuxième catégorie.

IV. Les *parasites prédateurs*, que FOURIER appelle des scissionnaires, ce sont tous ceux qui, par fraude ou par force, dérobent à la société une partie de son revenu : les usuriers, les délinquants professionnels, les agioteurs, ou bien encore les négociants en métaux qui bornent leurs opérations à profiter des différences qui existent entre le poids normal et le poids réel des monnaies pour retirer de la circulation les bonnes pièces et y laisser les mauvaises. Toutes ces variétés de parasites présentent un développement de certaines facultés ignobles, de certaines aptitudes spéciales, qui prouvent que leur activité intellectuelle dépasse de beaucoup celle du rentier, retiré dans son fromage, immobilisé dans les organes profonds du corps social.

Le phénomène est surtout apparent chez ces prédateurs qui sont aux autres parasites sociaux, ce que les cousins, les moustiques et, en général, tous les parasites externes, sont au tænia ou à d'autres animaux qui vivent dans le sang. C'est ainsi, par exemple, que les Arabes nomades qui pillent les oasis ou les pirates cochinchinois, qui s'attaquent aux établissements français, doivent déployer une vigueur physique et intellectuelle qui dépasse de beaucoup celle des oasiens ou des agriculteurs tonkinois. Au dernier Congrès d'Anthropologie criminelle, M. BENEDICT disait que les brigands qu'il avait connus en Hongrie, étaient très supérieurs aux paysans de leur district. A peine peut-on les considérer encore comme des parasites : s'ils étaient assez nombreux pour détruire la communauté qu'ils attaquent, ce ne seraient plus des parasites mais une horde de prédateurs.

Nous avons ainsi parcouru toute la série des transitions depuis le parasitisme propriétaire jusqu'aux formes qui confinent au prédatisme. Peut-être ne sera-t-il pas inutile de faire remarquer, en terminant ce paragraphe, que le degré d'accentuation du parasitisme

n'implique pas nécessairement supériorité ou infériorité de l'une des catégories vis-à-vis d'une autre. Nous nous sommes bornés à constater qu'un parasite propriétaire peut vivre en ne faisant absolument rien, tandis que les autres parasites sont obligés, pour se procurer des moyens d'existence, à fournir une somme plus ou moins considérable d'efforts. Du reste, il n'est pas douteux que, si toutes autres conditions (hérédité, milieu, etc.) sont égales, les plus inactifs sont aussi les plus dégénérés.

§ 3. Emprunt de la force.

Nous classons dans cette catégorie les individus ou les groupes qui vivent aux dépens d'autrui en lui empruntant, non pas ses moyens d'existence, mais une partie de sa force de travail ou de ce que l'on pourrait appeler sa force sociale.

1° Force de travail. — Il ne s'agit pas, cela va sans dire, de relations analogues à celles du Remora et du Requin; même avec beaucoup de bonne volonté on ne saurait leur assimiler ce fait que raconte Sir Samuel Baker : « le roi Katchiba, ne pouvant pas très bien marcher, avait l'habitude de voyager sur le dos d'un sujet vigoureux. Il marchait en général, accompagné de deux hommes de rechange qui servaient alternativement de guide et de monture. »

Nous touchons à des relations beaucoup plus générales et permanentes, lorsque nous en arrivons aux moyens employés par certains individus, ou certaines classes, pour utiliser, à leur profit, la force du travail, physique ou intellectuelle, d'autres individus ou d'autres classes.

En ce qui concerne le travail manuel, la forme la plus caractéristique de cette variété de parasitisme c'est le système des corvées, à la fin du régime féodal. Les seigneurs, pour la plupart absents de leurs terres, continuent, sans plus rendre de services, à imposer certains travaux à leurs sujets. Citons, parmi des centaines d'exemples de ces emprunts de la force, le droit de préage, c'est-à-dire la faculté d'envoyer ses chevaux, vaches et bœufs « paître à *garde faite* dans les prés de ces sujets ». Ceux-ci devaient donc garder eux-mêmes les troupeaux qui les affamaient.

Pour ce qui est du travail intellectuel, il faut considérer comme parasites tous ceux qui portent atteinte aux droits intellectuels d'autrui, depuis les plagiaires qui se taillent une réputation à coups de ciseaux, jusqu'aux *suceurs de cerveau* qui s'attribuent des découvertes ou publient en leur nom des ouvrages faits par les pauvres diables qu'ils salarient.

2° **Force sociale.** — Tout homme public traîne à sa suite, pendant le cours de sa carrière, un certain nombre d'individus qui tirent de cette camaraderie, ou de leurs relations de parenté avec lui, des faveurs et des avantages plus ou moins considérables. Le favoritisme ou le népotisme causent un réel préjudice, non seulement à la communauté, mais encore à ceux qui sont contraints d'accorder ces faveurs et ces avantages. Combien n'y a-t-il pas de ministres qui ont été dépopularisés, moins par eux-mêmes, que par de compromettantes amitiés ? L'exemple le plus classique de ces emprunts de la force sociale, — et nul ne montre mieux les conséquences funestes pour le parasite et le parasité, — c'est l'organisation de la clientèle, à Rome, au temps de l'empire : à côté des clients qui étaient entretenus matériellement par leur patron, il y en avait d'autres qui se bornaient à tirer profit de l'influence que ce dernier mettait à leur disposition.

§ 4. Emprunt de la livrée.

Le mimétisme est extrêmement fréquent en matière sociale. Quantité d'individus ou de groupes prennent l'apparence d'autres individus ou d'autres groupes, et ce, dans le même but que les plantes ou les animaux qui empruntent la livrée d'une autre espèce.

Tantôt le mimétisme a un but purement défensif : c'est par exemple le cas, lorsqu'un proscrit rentre dans sa patrie, et dissimule sa personnalité pour échapper aux recherches de ses ennemis; tantôt, au contraire, la simulation prend un caractère offensif et l'on se trouve alors en présence de véritables parasites, dont les actes portent atteinte aux intérêts de la société toute entière, et particulièrement à ceux des individus qu'ils copient.

Deux hypothèses peuvent se présenter, selon que le parasite se propose d'exploiter ceux dont il prend l'apparence, ou bien d'autres

personnes. Dans l'un et l'autre cas, il y a préjudice pour les individus ou les groupes dont on emprunte la livrée. Nous allons le démontrer par quelques exemples.

1° Les mendiants qui se procurent des secours en simulant un accident ou une maladie, ne sont pas seulement des parasites de l'établissement de bienfaisance ou de la société de secours mutuels qu'ils exploitent : ils font également tort aux vrais pauvres, aux infirmes, aux malades, en leur enlevant une partie de leur crédit auprès des gens charitables. Il en est de même, lorsque dans un syndicat professionnel, des paresseux se font passer pour des sans-travail et enlèvent aux véritables chômeurs une partie des indemnités auxquelles ces derniers ont droit;

2° Ceux qui font profession d'aller dans les ventes publiques et de mettre des enchères sans avoir l'intention de se rendre acquéreurs causent un préjudice évident aux amateurs sérieux, dont ils empruntent l'apparence.

Si nous passons maintenant à des faits de mimétisme qui ont pour but la spoliation du public, le préjudice n'en persiste pas moins pour ceux que l'on imite.

1° Les charlatans qui abusent de la crédulité des simples, en simulant des sentiments religieux qu'ils n'ont pas, sont de véritables parasites des prêtres ou des moines qui remplissent leur ministère en conscience. Même observation pour les escrocs qui empruntent à autrui des qualités, des distinctions des titres et, en ébranlant la confiance qu'ils inspirent, déprécient d'autant leur valeur.

2° Les entreprises de pure spéculation qui s'emparent de la forme coopérative pour éviter les rigueurs de la loi sur les patentes et se soustraire aux investigations des agents du fisc, compromettent dans une certaine mesure, par leurs agissements, le succès du mouvement coopératif. On a vu récemment, à Bruxelles, des fabricants de sucre fonder une société coopérative au capital minimum de 175,000 fr., avec des parts de 25,000 fr. chacune. Nous voilà bien loin des modestes associations ouvrières que le législateur avait en vue, et c'est en partie à des faits de ce genre, qu'il faut attribuer la suppression de plusieurs des immunités fiscales dont les sociétés coopératives jouissaient.

3° Les professions à diplômes nous fournissent également des exemples curieux de mimétisme. Le diplôme est une présomption de capacité qui répond bien rarement à la capacité réelle. Quel rapport y a-t-il, par exemple, entre un examen théorique, portant sur des matières que l'on peut s'assimiler à force de mémoire, et l'exercice d'une profession comme celle d'avocat ou de médecin, qui exige des aptitudes spéciales que l'examen ne permet guère de constater ? Aussi a-t-on fait justement remarquer que « la partie de la nation qui se fait le moins d'illusion sur la valeur réelle des grades universitaires, est celle qui les possède, tandis que ceux qui n'en ont point, s'en laissent presque toujours imposer ». Profitant de cette aveugle confiance, quantité de fruits secs et de ratés dissimulent leur incapacité sous le couvert d'un diplôme professionnel. En agissant ainsi, il ne font pas seulement tort au public, mais à leurs confrères et collègues dont ils affaiblissent l'autorité morale, en démentant constamment la présomption de capacité qui résulte de leur diplôme.

*
* *

II.

ÉVOLUTION DU PARASITISME.

Le parasitisme est nécessairement un mode d'existence dérivé de l'un ou l'autre de ceux que nous avons énumérés antérieurement. Il serait d'un haut intérêt d'en connaître, avec précision, les origines et les causes, mais les difficultés auxquelles on se heurte — surtout en matière de parasitisme organique — sont telles, que cette étude a été à peine tentée jusqu'à présent. Dans le domaine de la vie, les seuls éléments qui soient de nature à nous éclairer quelque peu, sont, d'une part, la *morphologie*, la comparaison avec les types voisins, et d'autre part, l'*embryologie*, l'étude du développement individuel, au cours duquel, chez beaucoup de parasites, on voit

apparaître des réminiscences d'un stade antérieur non parasitaire.

Pour ce qui est des parasites sociaux — indépendamment des méthodes usitées en biologie et qui trouvent leur application dans certains cas — nous avons un moyen d'information plus direct et plus sûr dans l'histoire, et mieux encore dans l'observation quotidienne des faits sociaux. Plus heureux que les naturalistes, nous voyons naître le parasitisme et sommes par conséquent beaucoup plus à même d'en étudier les origines et les causes.

1. *PARASITISME ORGANIQUE.*

§ 1. Évolution du parasitisme chez les végétaux.

Le parasitisme chez les plantes, et chez les Protistes comme les Bactéries qui semblent se rattacher au règne végétal, dérive toujours, soit de l'holophytisme, soit du saprophytisme. Nous allons le montrer par quelques exemples, puis aux divers degrés de l'échelle, depuis les Bactéries jusqu'aux végétaux Phanérogames.

Parasitisme holophytique. — Parmi les microbes, certaines espèces sont complètement indépendantes : pourvues d'une matière colorante appropriée, elles empruntent leur carbone à l'atmosphère et ont un genre de vie qui se rapproche de celui des plantes holophytes ; d'autres sont liées à la présence de matières organiques et vivent en saprophytes (*Bacillus subtilis*) ; d'autres peuvent éventuellement se comporter en parasites (*Bacillus tetani*) ; d'autres, enfin, ne vivent qu'en parasites et empruntent absolument tout à la victime qui les héberge. Le Bacille de la tuberculose, par exemple, nous présente ce dernier stade d'une évolution qui a pour point de départ l'holophytisme. Il est impossible de concevoir un parasite plus complet : incapable de se développer autrement que dans un hôte approprié, il emprunte la nourriture à la lymphe et aux cellules, l'oxygène au sang, de même que la chaleur ; son adaptation à la température du corps est si parfaite qu'il ne peut guère s'acclimater sous d'autres conditions ; sa dépendance vis-à-vis de l'organisme qu'il attaque est telle, qu'immobile par lui-même, il doit, pour se

répandre dans toute l'économie, emprunter la force du cœur, qui le transporte en même temps que le sang.

2. Les Algues offrent toutes les transitions entre la vie indépendante et le parasitisme le plus nécessaire. Les cellules reproductrices des Laminaires germent indifféremment sur tous les supports solides auxquels le hasard les fixe ; mais jamais on ne trouve de Laminaires adultes sur d'autres plantes marines ; toutes celles qui s'y attachent ne tardent pas à périr ; le parasitisme leur est interdit, sous peine de mort. — D'autres Algues, telles que les *Porphyra*, vivent indifféremment sur les rochers ou sur des êtres vivants. — Les *Leathesia* se rencontrent rarement et se développent difficilement sur des supports inorganiques ; le parasitisme dans ce cas est encore facultatif, mais il devient utile à la plante. Chez les *Myrionema*, il est indispensable : ces Algues vivent exclusivement sur d'autres espèces, mais peu leur importe le groupe auquel ces dernières appartiennent. L'*Elachista fucicola*, au contraire, ne peut vivre que sur un seul genre, le genre *Fucus*, mais on le rencontre indifféremment sur les diverses espèces de ce genre, tandis que le parasitisme de support atteint son degré extrême de spécialisation chez l'*Elachista sericea* qui habite exclusivement l'*Himantalia lorea*, et lui emprunte, sans aucun doute, au moins une partie de ses aliments.

3° Passons maintenant aux végétaux Phanérogames ; les Scrophularinées renferment, à côté de la tribu des Antirrhinées, qui sont holophytes, les plantes de la tribu des Rhinanthées qui implantent le plus souvent leurs racines sur celles des Graminées et doivent, par conséquent, être considérées comme des parasites facultatifs. Dans la famille voisine, celle des Orobanchées, toutes les espèces sont essentiellement parasites et ont perdu tout ce qui devient inutile pour ce mode d'existence, c'est-à-dire les racines et les feuilles.

4°. La famille des Convolvulacées présente une série analogue : le *Convolvulus Soldanella* est une plante qui ne demande rien à ses voisins. Les Liserons des haies sont des parasites de support : ils empruntent aux arbrisseaux parmi lesquels ils se trouvent, la force nécessaire pour étaler au grand soleil les feuilles et les fleurs que leur frêle tige ne suffit plus à porter. Dans le genre voisin, nous trouvons l'un des plus redoutables des parasites végétaux, la

Cuscute : ces plantes, de même que les Liserons, s'accrochent à d'autres plantes, et en particulier au Trèfle, mais ce n'est pas seulement pour leur demander un appui ; leur tige est garnie de suçoirs qu'ils enfonçent dans les tissus de leur victime, jusqu'à complet épuisement de celle-ci ; puis, après la mort de leur hôte, elles étendent leurs rameaux flexibles vers les individus voisins. C'est par ce mécanisme que se forment, dans les champs de Trèfle, ces grands *ronds de sorcières,* dont le centre est occupé par les plantes mortes, tandis que, de la périphérie, les Cuscutes envahissent progressivement les plantes non encore entamées.

En résumé, dans les exemples que nous venons de décrire, et qu'il serait d'ailleurs facile de multiplier, l'anatomie comparée fournit une série de formes intermédiaires qui représentent les divers stades par lesquels ont dû nécessairement passer les espèces dont le parasitisme est le plus accentué : indépendance complète, chez les Bactéries qui ont une chromophylle, chez les Algues du groupe des Laminaires, les Antirrhinées et certains *Convolvulus* ; parasitisme du support, chez les *Porphyra* et les *Myrionema*, de même que chez les Liserons ; enfin, tous les degrés du parasitisme de nutrition, depuis les formes facultatives et atténuées jusqu'à la nocuité et à la spécialisation la plus forte. Or, il n'est pas douteux que dans ces différents groupes, la forme primitive ait été indépendante : la série des structures actuelles nous raconte donc l'histoire de l'espèce.

La transformation de l'holophytisme en parasitisme est plus évidente encore, dans le cas tératologique auquel on donne le nom de panachure. Chez un grand nombre de plantes, et surtout de plantes japonaises, les feuilles portent des taches dépourvues de chlorophylle. Les cellules de ces parties décolorées sont donc incapables d'opérer la synthèse organique et obligées, par conséquent, de vivre en parasites des parties vertes de la plante. Cette chlorose peut même s'étendre à tout un rameau, et, dans ce cas, ce qui montre bien qu'il est incapable de se suffire à lui-même, c'est l'impossibilité de le maintenir par bouturage. Il faut pourtant remarquer que dans le cas de panachure, ce n'est pas un individu qui vit aux dépens d'un autre, mais seulement un groupe de cellules qui fait subvenir à ses besoins par le restant de la colonie.

Parasitisme saprophytique. — C'est chez les Champignons que nous pouvons le mieux étudier les formes de transition entre le saprophytisme et le parasitisme le plus spécialisé.

1° La plupart d'entre eux, surtout parmi les Mucédinés, sont exclusivement saprophytes et se nourrissent de déchets ou de cadavres d'animaux ou de plantes.

Certains *Botrytis* vivent aux dépens de plantes vivantes, mais ils ne sont pas capables d'attaquer une plante complètement saine : ils commencent toujours par s'établir dans une cellule qui a péri pour une cause quelconque et c'est de ce quartier général qu'ils poussent leurs prolongements, et portent la mort parmi les cellules voisines.

2° D'autres Champignons, par exemple les Urédinés, vivent exclusivement et nécessairement en parasites. Chez quelques-uns d'entre eux, le parasitisme atteint un degré de spécialisation tel que, non seulement ils sont étroitement adaptés à des hôtes d'une espèce déterminée, mais qu'ils présentent même des migrations analogues à celles que nous retrouvons chez le Tænia. C'est le cas, notamment, pour la Rouille du blé, dont le cycle de développement est aujourd'hui parfaitement connu.

Vers le printemps les grosses spores de ce champignon, qui ont passé l'hiver sur le sol, commencent à germer et produisent des spores très légères que le vent disperse aux quatre coins du ciel. Pour que ces spores échappent à la destruction et puissent se développer, il faut, condition *sine quâ non*, qu'elles viennent se fixer sur les feuilles d'un arbuste déterminé : l'Épine-Vinette. Si cette éventualité ne se réalise pas, le cercle est interrompu ; si, au contraire, le hasard les favorise, les spores s'installent sur la plante élue par leur espèce, y vivent en parasites et ne tardent pas à produire un appareil végétatif contenant des éléments reproducteurs d'un aspect complètement différent. Ceux-là, totalement incapables de se reproduire sur l'Épine-Vinette, ne peuvent se développer que sur les feuilles des céréales, où elles donnent lieu à la Rouille. Dans ce nouvel état on voit apparaître des spores d'une quatrième forme, qui vont porter la maladie sur les céréales voisines. Enfin, quand vient l'automne, une dernière métamorphose s'opère : la Rouille donne naissance aux grosses spores à parois résistantes, qui recom-

menceront l'année suivante, cette protéique série de transformations.

§ 2. Évolution du parasitisme chez les animaux.

I. Parasitisme prédateur. — En s'appuyant sur les preuves tirées de l'embryologie et de la morphologie, il est, dans la plupart des cas, facile d'établir que chez les Animaux, qui sont par excellence des prédateurs, le parasitisme dérive presque toujours du prédatisme. Il paraît en être de même pour ceux parmi les Protistes dont le genre de vie se rapproche de celui des Animaux.

Dans le groupe des Infusoires Suceurs, nous rencontrons des espèces de grande taille qui se nourrissent d'êtres plus petits qu'elles et qui sont de véritables prédateurs ; d'autres sont à peine plus grosses que les organismes dont elles vivent et, sitôt après leur repas, elles s'enkystent pour se multiplier ; d'autres enfin, très petites, pénètrent dans les gros Infusoires et là, leur hôte restant vivant, elles s'enkystent pour se diviser : les jeunes Acinètes qui proviennent de cette multiplication possèdent des cils moteurs et présentent l aspect des Infusoires prédateurs ordinaires. L'anatomie et la physiologie comparée corroborent ces indications de l'embryologie et s'accordent à faire présumer qu'il y a eu transition du prédatisme au parasitisme.

Pour ce qui est des animaux proprement dits, il suffira d'emprunter quelques exemples caractéristiques au groupe des Crustacés et à celui des Mollusques Gastropodes.

1° Tous les Crustacés sont originairement des prédateurs, et chez ceux qui vivent actuellement en parasites, comme les Sacculines, les Bopyriens, les Lernéens, etc., l'embryologie fournit la preuve évidente de leur origine prédatrice. Reproduisant dans leur évolution individuelle, l'histoire de leur race, ces parasites, pendant leur jeune âge, vivent à l'état libre et ont exactement la même forme que les bêtes de proie du groupe auquel ils appartiennent. Bien plus, chez certains d'entre eux, le mâle reste libre et conserve tous les attributs de son ordre, tandis que la femelle s'immobilise, et sous l'action déformante de son oisiveté, finit par n'être plus qu'un sac rempli d'œufs.

Les premiers naturalistes qui se sont occupés de ces êtres bizarres et qui ne connaissaient que le stade adulte déformé, ont commencé par les ranger parmi les Vers. C'est l'examen comparé des états jeunes qui seul a permis de déterminer leurs origines et de leur restituer la place qui leur revient parmi les Crustacés.

2° Les Mollusques Gastropodes sont pour la plupart des herbivores ou des carnivores : cependant, il en est un certain nombre qui vivent en parasites des Echinodermes. Tel est par exemple *Entochoncha*, petit animal d'un jaune brunâtre qui vit dans le corps transparent de la Synapte et se nourrit de son sang. Comme tous les entoparasites, *Entochoncha* est un organisme fortement dégradé. L'anatomie de l'adulte est complètement impuissante à nous révéler la nature de cet être, mais son embryogénie permet d'affirmer que c'est un Mollusque Gastropode Prosobranche métamorphosé par le parasitisme. Les ancêtres de cet animal avaient, sans aucun doute, une coquille protectrice et un système nerveux bien développé. Nous les retrouvons à l'état embryonnaire chez sa larve, et à l'état adulte chez les autres animaux du même groupe, qui présentent toute la série des transitions de l'état libre au parasitisme.

Capulus est un parasite de support qui vit en coprophage sur les Crinoïdes. Vient ensuite *Thyca*, dont une partie du corps s'enfonce déjà dans les téguments de l'Astérie qui lui sert d'hôte. Puis *Stylifer*, presque complètement enfoui dans l'Etoile de mer qui le porte. Puis, *Entocolax* qui pénètre à l'intérieur des tissus et constitue par conséquent un entoparasite ; cependant, il reste fixé à la paroi externe des téguments de son hôte, par son extrémité postérieure. Enfin, *Entochoncha*, complètement entoparasite, s'attache, par son extrémité céphalique, au système vasculaire qui longe le tube digestif de l'individu qu'elle exploite.

Chez tous ces êtres la coquille typique des Gastropodes existe au moins dans le jeune âge, preuve évidente que tous dérivent de types non parasites.

II. Parasitisme mutualiste. — Nous ne connaissons guère de cas où le parasitisme organique dérive du mutualisme. Celui-ci d'ailleurs se présente assez rarement dans la nature, tandis qu'il

tend à devenir la règle dans les relations *sociales*, entre les hommes, ou entre les animaux comme les fourmis, les abeilles, les castors, etc.

Cependant il arrive parfois que les rapports de mutualisme fort bien définis qui existent entre les fleurs et les insectes, dégénèrent en parasitisme de la part de ces derniers. C'est ainsi que les Bourdons, qui seuls sont capables de féconder les Linaires, s'arrangent très souvent pour leur voler le nectar, sans leur rendre le service de les polliner. Lorsque tout se passe normalement, la fécondation de la Linaire s'opère de la manière suivante : le pollen d'une fleur est transporté par un Insecte sur le stigmate d'une autre fleur, et c'est pour attirer cet intermédiaire indispensable que la fleur sécrète du nectar. Seulement, chez la Linaire, la gorge de la corolle est complètement obstruée par une proéminence de la lèvre inférieure et il faut qu'un insecte du poids d'un Bourdon se pose sur celle-ci, pour qu'elle s'abaisse et donne accès au nectar contenu dans l'éperon. L'insecte suce alors le miel et, en même temps son dos se saupoudre de pollen, qu'il ne tarde pas à déposer sur le stigmate de quelque autre fleur de même espèce, à laquelle il emprunte un nouveau repas.

Jusqu'à présent, il y a réciprocité de service ; l'insecte est indispensable à la fleur. Mais il arrive très souvent que les Bourdons trouvent beaucoup plus commode de percer directement l'éperon et de sucer le nectar sans polliner la Linaire. Pour peu que ce procédé devienne une habitude, le Bourdon, de mutualiste qu'il était, se transforme en un véritable parasite.

2. *PARASITISME SOCIAL.*

Le parasitisme social peut avoir pour point de départ des modes d'existence qui correspondent à ceux que nous avons rencontrés chez les animaux et les plantes (holophytisme et saprophytisme; prédatisme, mutualisme). En effet, les parasites sociaux peuvent avoir eu pour ancêtres, ou avoir commencé par être eux-mêmes, soit des prédateurs, soit des mutualistes, soit des individus empruntant directement leur subsistance à la nature. C'est dans ces divers

groupes que nous allons étudier successivement l'évolution du parasitisme.

§ 1. Évolution du parasitisme dans les groupes sociaux qui empruntent directement leur subsistance à la nature.

Dans les sociétés inférieures la majorité doit nécessairement vivre de chasse, de pêche et de cueillette. Le nombre des parasites et des prédateurs trouve inévitablement sa limite dans celui de leurs victimes. Seulement, chez les sauvages, de même que chez les civilisés qui exercent des professions interlopes, la transition d'un mode d'existence à un autre est aussi rapide que fréquente. Les Fuégiens, qui se nourrissent d'habitude de coquillages, deviennent nécrophages quand une baleine échoue sur la côte et, dans les cas d'urgente nécessité, recourent au cannibalisme. Les Boschimans, mangeurs de fourmis, de fruits sauvages ou de charognes, se transforment en parasites le plus souvent qu'ils peuvent et vivent de maraude aux dépens des Cafres, des Hottentots ou des blancs. De même, un gamin de Bruxelles peut être presque simultanément parasite, quand il maraude, mutualiste, quand il fait des commissions, quitte à devenir l'instant d'après, une espèce de saprophyte social, en ramassant des bouts de cigares, ou à retourner à des habitudes de primitif, s'il va dans la forêt de Soignes, cueillir des myrtilles au printemps ou ramasser des faînes en automne.

C'est dans des communautés dont l'organisation est plus stable que celle des sociétés inférieures qu'il faut se transporter pour étudier les transformations de ce qu'on pourrait appeler l'*holophytisme social* en parasitisme. Et l'on n'a vraiment que l'embarras du choix, parmi d'innombrables exemples, lorsqu'on veut décrire la transformation d'un cultivateur, se suffisant à lui-même, en un propriétaire parasite vivant aux dépens d'un nombre plus ou moins considérable de travailleurs. Il va sans dire que l'on pourrait citer des exemples tout à fait analogues pour la pêche et les industries extractives.

Les Romains nous fournissent pour ainsi dire le type de la communauté, agricole au début, et finissant par devenir complètement

parasite : les prolétaires alimentés par le blé des provinces ; les riches faisant exploiter par des régiments d'esclaves d'immenses latifundias, dont ils n'auraient pas su faire le tour, même à cheval, s'il leur avait pris fantaisie de les visiter. Seulement, cette transformation a été déterminée en grande partie par les guerres de conquête qui remplissent toute l'histoire de la République romaine ; mieux vaudra choisir nos exemples dans les pays vierges, dans les colonies d'outre-mer, où les mêmes influences n'ont pas agi et où cependant la propriété due au travail dégénère plus ou moins rapidement en parasitisme.

L'émigrant qui défriche un coin du Far-West, tire du sol, sans le secours d'autrui, de quoi vivre et rien de plus. Tant qu'il y a des terres libres, les hommes le sont aussi et refusent de payer une rente à d'autres hommes ; PARKINSON, STRIKLAND et tous les Européens qui visitaient l'Amérique au XVIIIe siècle, s'étonnaient que dans cet étrange pays, la propriété capitaliste ne pût naître. On sait combien les temps sont changés aujourd'hui : le sol est occupé jusqu'aux confins des Prairies, de vastes centres de population se sont formés, et les nouveaux venus, s'ils n'ont d'autres ressources, sont contraints de devenir des salariés, fermiers ou valets de ferme. A ce degré, si le propriétaire primitif continue à s'occuper de culture, il y a, dans une certaine mesure, échange de services entre ses auxiliaires et lui, bien que, grâce à la détention du sol, il se réserve déjà la part du lion. Le mutualisme cesse quand l'absentéisme commence et, la plupart du temps, le parasitisme ne tarde pas à s'ensuivre. Il s'accentue — si, bien entendu, le propriétaire ne rend pas d'autres services — à mesure que la population augmente, que la propriété rurale se transforme en propriété urbaine, et que l'industrie se substitue à la culture. L'évolution de la propriété aux États-Unis, telle que nous la décrit HENRY GEORGE, aboutit exactement aux mêmes résultats, par le cours naturel des choses, qu'à Rome, où six accapareurs possédaient la moitié de la province d'Afrique, et dans les îles Britanniques, où des expropriations sanglantes, dont KARL MARX a fait l'histoire, ont concentré la majeure partie des terres entre les mains de quelques familles : la moitié de l'Angleterre et du pays de Galles est possédée par 4,500 personnes, la moitié de l'Irlande, par 744 personnes, et la moitié de l'Écosse par 70 personnes seulement !

Les parasites propriétaires — *corruptio optimi pessima* — sont d'autant plus dangereux qu'ils donnent naissance à une multitude d'autres parasites, et qu'eux-mêmes, lorsqu'ils trouvent leurs revenus insuffisants, ont une incontestable tendance à les accroître par des moyens immoraux et illicites : les uns deviennent des joueurs, des agioteurs, des spéculateurs plus ou moins véreux ; d'autres affectent leur propriété à des usages tels que la plupart des autres propriétaires se refusent à les imiter et que, par conséquent, la concurrence étant faible, les revenus sont considérables : c'est le cas, par exemple, pour les individus qui, dans un but de lucre, bâtissent des cités ouvrières et perçoivent des loyers fantastiques, parce que peu de gens se soucient d'exploiter cette misérable clientèle ; ou bien encore, pour ceux qui transforment leurs immeubles en maison de tolérance et qui parviennent ainsi à faire des placements à 30 et 40 %. A Paris, en 1870, sur 143 immeubles affectés à la prostitution, il y en avait 22 qui appartenaient en propre à l'exploitant, 24 à des individus exerçant des professions diverses et 97 à des rentiers ! C'est là un exemple frappant des relations multiples qui existent entre les diverses espèces de parasites.

§ 2. Évolution du parasitisme prédateur.

La transformation du prédatisme en parasitisme, c'est toute l'histoire des tribus arabes du Moghreb. Au début, la destruction pure et simple des populations qui résistent, la *razzia* prédatrice, comme aujourd'hui encore dans les forêts du Haut-Congo. Plus tard, la mise en coupe réglée du pays, les habitants des oasis réduits à la condition de colons partiaires, durement exploités par les Nomades qui venaient, à l'époque des récoltes, prélever des tributs de dattes et se remonter en chameaux. Aujourd'hui, refoulées par l'occupation française, les tribus sahariennes vivent tant bien que mal de pillages et de maraudes. D'autres, non moins incapables de se plier aux exigences de la vie européenne, forment de véritables agglomérations de parasites dans les faubourgs des grandes villes. Aux portes de Constantine, par exemple, on trouve un pêle-mêle de *gourbis*, d'une saleté et d'une misère auprès de laquelle nos impasses ressemblent à des phalanstères somptueux. C'est là que viennent se

gîter les restes des tribus dispersées, disloquées, ruinées par la conquête, ceux que les colons appellent des Ben-ramassés, et qui n'ont d'autres moyens d'existence que la mendicité, la prostitution et toutes les variétés de la délinquance.

Le parasitisme, dans ce cas, c'est donc du prédatisme affaibli, rendu impossible par les transformations du milieu. On peut observer de même, ainsi que le fait remarquer M. Tarde, tous les degrés de cette dégénérescence depuis le rapt des troupeaux dans les guerres des Barbares, jusqu'aux vols de poules qui se commettent journellement dans les campagnes. Tout se rapetisse ; le produit du vol comme la qualité sociale du voleur ; mais au fond l'acte reste le même, et de nos jours encore « dans les pays les plus civilisés, le vol d'un cheval dans une écurie, d'une paire de bœufs dans une grange, a une couleur archéologique qui ne permet pas de confondre son auteur, Bohémien ou bandit, avec un simple voleur ».

Un autre exemple, des plus caractéristiques, nous est également fourni par M. G. Tarde, dans son *Archéologie judiciaire du Périgord*, étude faite au moyen des inventaires des archives du Périgord, antérieures à 1789. Il montre comment, à mesure que l'organisation politique de la France se consolidait, les guerres privées du moyen-âge, qui étaient de véritables actes de prédatisme, ont dû se transformer peu à peu en délits de droit commun, si bien que M. Tarde se demande si « nos cambrioleurs actuels, ces spécialistes qui dévalisent pendant la nuit les villas ou les hôtels inhabités, ne seraient pas le dernier *avatar* des féodaux, dévaliseurs de châteaux-forts, et métamorphosés d'abord en seigneurs plus ou moins pillards, puis en malfaiteurs plus ou moins roturiers ? »

Quoi qu'il en soit de cette hypothèse, que des documents fort curieux rendent vraisemblable, on peut en tous cas affirmer que le parasitisme des anti-sociaux, des délinquants professionnels, véritables barbares égarés parmi nous, se rattache par des liens de filiation directe au prédatisme d'antan. Peut-être, dans certains cas, est-ce un phénomène atavique ; le plus souvent, à coup sûr, la transmission des procédés criminels s'est faite par imitation, mais toujours on peut dire que les parasites de cette catégorie sont des prédateurs, dont l'énergie a diminué, ou dont l'action est entravée par l'organisation des sociétés modernes.

D'autre part, il n'est pas douteux que, bien souvent, le parasitisme

prédateur dérive du mutualisme : c'est le cas, par exemple, lorsqu'un banquier se livre à l'usure et à l'agiotage.

§ 3. Évolution du Parasitisme mutualiste.

Nous avons appelé *mutualistes* ceux qui empruntent leurs moyens d'existence à d'autres travailleurs, en échange de services de diverses natures : manufacturage des produits, services personnels, fonctions publiques, etc. De toutes ces formes du mutualisme peuvent dériver des formes correspondantes de parasitisme. Nous allons le démontrer par quelques exemples :

1. Industries manufacturières. — La classe industrielle se forme à partir du moment où la production économique cesse de se concentrer au foyer domestique, soit que les membres de la famille travaillent eux-mêmes la matière première, soit qu'ils la fassent ouvrer par des esclaves ou par des ouvriers à la journée (1). Dès l'instant où le travailleur fournit lui-même les matériaux nécessaires, cette propriété mobilière se détache de la propriété foncière et devient le fondement d'un droit social et politique nouveau, qui va se personnifier dans la bourgeoisie. Au début, le mutualisme est complet : l'artisan, soudé à ses moyens de production « comme l'escargot à sa coquille », ne dépend de personne et ne tient personne sous sa dépendance; mais ce mutualisme s'altère lorsque l'extension du marché donne naissance à deux nouveaux modes d'exploitation : l'*industrie à domicile* et l'*industrie de fabrique*.

L'industrie à domicile, sans toucher au régime de la production, se borne à *organiser* la vente : les ouvriers, qui sont d'anciens artisans ou des familles de paysans, produisent, non plus directement pour les consommateurs, mais pour un seul marchand, qui sert d'intermédiaire. Celui-ci, par le seul fait de leur dissémination et de leur ignorance de l'état du marché, les tient fort aisément sous sa complète dépendance ; mais souvent il n'en reste pas là et recourt à d'autres moyens pour rendre son exploitation plus efficace :

(1) V. sur le développement historique des formes d'industrie, K. Bücher. *Rev. d'Écon. pol.*, juin 1892.

l'usure, sous toutes les formes imaginables, le prêt à la petite semaine, les fournitures faites à crédit mais à des prix d'une exagération évidente, les avances accordées à des conditions ruineuses, les paiements en nature à des tarifs invraisemblables, tels sont les principaux moyens employés, soit par le marchand lui-même, soit encore et surtout par les sous-traitants qui se faufilent entre l'ouvrier et l'entrepreneur principal. L'enquête sur le *Sweating System*, le système de la sueur, dans les faubourgs de Londres, les travaux de M. du Maroussem sur l'industrie du meuble, le livre de M. de Greef sur l'industrie dentellière et les nombreuses monographies publiées en Allemagne, en Autriche et dans d'autres pays sur les différentes industries à domicile, contiennent des renseignements circonstanciés sur ces parasites voraces qui parcourent les campagnes, pourchassent les ouvriers dans les cabarets ou les mansardes et dont l'activité n'a d'autre but que de fausser, à leur profit et à celui de leur maître, le mécanisme de la répartition des richesses.

Dans l'*industrie de fabrique*, l'évolution vers le parasitisme se poursuit au grand jour, et sous des formes très différentes. A mesure que l'extension du marché exige que la production se fasse sur une plus grande échelle, la séparation s'accentue entre les salariés, chargés du travail d'exécution, et l'entrepreneur capitaliste qui se réserve le travail de direction. Puis vient le moment où les capitaines de l'industrie délèguent leurs fonctions à des lieutenants et réduisent au minimum leur intervention personnelle. Un degré de plus, et nous sommes en plein parasitisme : d'une part le *travail sans propriété*, de l'autre, la *propriété sans travail* ; les ouvriers ne connaissent pas les gens qui les exploitent ; ceux-ci n'ont peut-être jamais vu la fosse ou la fabrique dont ils sont actionnaires.

II. Services personnels. — Pour décrire la transformation de services personnels en parasitime nous choisissons, parmi quantité d'autres, deux exemples frappants : la *clientèle* à Rome, *les charges de cour sous l'ancien régime*.

M. Taine, décrivant la maison du roi de France, nous montre, à la tête des serviteurs proprement dits — une armée de quatorze mille hommes, absorbant le dixième du revenu public — un certain nombre de hauts et puissants seigneurs, détenteurs héréditaires de charges

qui se sont insensiblement métamorphosées en fructueuses sinécures : « premier maître d'hôtel, le comte de Cars ; premier panetier, le duc de Brissac ; grand-maître de la garde-robe, le duc de La Rochefoucauld-Liancourt ; grand échanson, le marquis de Verneuil ; premier tranchant, le marquis de la Chesnaye ». La seule énumération de ces titres suffit à établir que ces parasites représentent les anciens compagnons du roi, les serviteurs qui avaient sa confiance et lui rendaient jadis des services personnels effectifs.

L'histoire de la clientèle, à travers l'histoire romaine, nous offre tous les degrés depuis le mutualisme jusqu'au parasitisme (1).

A l'origine, le client est uni à son patron d'un lien durable, héréditaire dans l'une et l'autre famille, et qui implique des obligations de bienfaisance réciproque.

Vers les derniers temps de la République, la classe des clients proprement dits est si bien éteinte, que seuls les affranchis, qui en sont une variété, la représentent encore. Ce qu'on nomme clientèle, au temps des Empereurs, est une institution nouvelle désignée par un terme ancien, qui lui convient d'ailleurs à certains égards. Dans la vie politique de l'époque républicaine, tout homme d'État se trouvait nécessairement amené, pour acquérir l'influence ou l'assurer, une fois acquise, à s'entourer d'un cortège de créatures dociles — *salutatores, deductores, assectatores* — qu'il attachait à sa personne par ses services, ses attentions et ses libéralités, mais dont il attendait en échange l'aide et l'appui, surtout lorsqu'il briguait un emploi.

Sous l'Empire, ces groupes n'eurent plus de raison d'être en politique, mais les personnages de marque n'en continuèrent pas moins à éprouver le besoin de se présenter en public entourés d'une escorte imposante et de faire de leur maison une petite cour qu'ils entretenaient à force de protections et de faveurs. D'autre part, il leur était aisé de la recruter : on sait le dégoût des Romains pour les gagne-pain modestes et honorables, leur universel besoin de vie large et d'influence ; nombre de gens de tous états ne demandaient qu'à s'attacher à quelque grande maison, pour s'assurer un revenu sans travail et un rang dans la société.

(1) Th. Mommsen et J. Marquardt. Manuel des antiquités romaines ; Trad. Humbert, T. XIV, pp. 239 et s.

Mommsen et Marquardt, auxquels nous empruntons presque textuellement ces données, citent toute la kyrielle de ces parasites : à côté de poètes, de soldats et même de consulaires, « des oisifs (ardelions) toujours en course, prêts à toute bonne ou mauvaise besogne, des chevaliers d'industrie, des affamés à la piste d'un bon repas, des mendiants en haillons et en savates, tout un monde qui trouve commode et honnête de vivre aux crochets de quelque haut personnage, subsistant de sa faveur et des aumônes ». Le patron les admettait parfois à sa table, mais le plus souvent on se bornait à leur remettre la *sportula*, qui était à l'origine une portion que le client emportait chez lui, mais qui devint dans la suite une petite somme d'argent destinée à le défrayer.

III. Fonctions publiques. — Le parasitisme traditionnel, la survivance de certaines fonctions aux nécessités qui les ont fait naître, s'observent aussi bien dans les sociétés animales que dans les sociétés humaines.

On rencontre souvent dans les fourmilières, des Myriopodes, des Staphylins et d'autres Arthopodes, auxquels l'habitude de vivre sous terre, dans l'obscurité, a même fait perdre complètement l'usage de la vue. Ces animaux aveugles vivent bien certainement en parasites des Fourmis, auxquelles ils ne rendent absolument aucun service. Comment se fait-il que celles-ci tolèrent leur présence? Il est probable, quoique non démontré, que primitivement il existait entre ces espèces et les Fourmis des relations de mutualisme analogues à celles qui existent maintenant encore entre les Fourmis et les Pucerons. Peu à peu ces relations ont cessé et les animaux que l'on trouve actuellement dans les fourmilières sont de véritables parasites traditionnels, que l'on tolère, par la force de l'habitude, à raison des services jadis rendus par leurs ancêtres (1).

C'est exactement ce qui se passe lorsque des fonctions, qui correspondaient jadis à des besoins réels, se transforment peu à peu en sinécures onéreuses, que la communauté tolère par habitude et par horreur du changement.

Ce sont encore les animaux qui nous fournissent l'exemple le plus frappant de cette forme du parasitisme : on sait que les sociétés de

(1) Extrait d'une conversation que nous eûmes à ce sujet avec M. Giard.

Fourmis présentent souvent une structure compliquée et que, dans certaines de leurs cités, les occupations considérées comme inférieures, ont été dévolues par des amazones guerrières à des esclaves appartenant à une autre espèce. Dans ce cas, il existe une grossière division du travail, plus ou moins analogue à celle que présente la société féodale, où le seigneur bataille et le serf travaille; mais ce qui est plus curieux c'est que, chez certaines espèces, telle que *Strongylognathus testaceus*, étudié par Forel, l'oisivité prolongée, pour une cause quelconque, pendant une série de générations, a fini par rendre les fourmis aristocratiques inhabiles même aux exploits guerriers (1). Véritables caricatures de leurs ancêtres, elles ont bien conservé l'instinct belliqueux, mais, dans leurs expéditions, la force physique trahit leur courage : elles s'épuisent en efforts pour emporter les nymphes qu'elles ont conquises et n'y parviendraient certes pas sans le secours de leurs esclaves, qui les accompagnent et sans difficulté enlèvent le butin. Un degré de plus et ces fourmis amazones, devenues complètement parasites, ne devraient plus leur entretien qu'à la bénévolence des esclaves, en qui aurait survécu l'instinct de les servir.

Si nous nous transportons maintenant dans les sociétés humaines, l'analogie est frappante entre la situation que nous venons de décrire et celle qui existait à la fin de l'ancien régime dans des pays comme la France, où la noblesse, tout en conservant de nombreux privilèges, avait été complètement dépossédée du gouvernement. A l'origine, le seigneur concentre entre ses mains tous les pouvoirs : il est à la fois le chef civil et militaire ; c'est lui qui établit les impôts, administre la justice, défend le territoire contre les incursions des brigands aussi bien que contre les ravages des bêtes fauves. Peu à peu la bureaucratie centralisée se substitue à ces gouvernements locaux ; les agents du roi dépouillent les seigneurs de leurs prérogatives, mais en leur laissant, avec de gros appointements, des titres devenus inutiles. A côté du gouvernement régulier, l'ancienne structure se conserve et, naturellement, fourmille de parasites. Les droits féodaux, qui étaient jadis de véritables impôts, fonciers, mobiliers, personnels, deviennent des prélèvements qui ne répondent plus à aucun service : les manants continuent à payer les droits

(1) Letourneau. Évolution de la propriété, p. 19.

de guet, de garde, de poursoin ou de sauvement, pour prix d'une protection dont le besoin ne se fait plus sentir. Partout, c'est l'intendant qui gouverne : « le gouverneur en titre n'est là que pour donner à dîner ; encore lui faut-il pour cela une permission, celle d'aller résider dans son gouvernement ». Jadis, le droit de chasse était un avantage pour le paysan, maintenant c'est une lourde charge. « Les capitaines de chasse, veneurs, gardes-forestiers, gruyers protègent les bêtes comme si elles étaient des hommes, et poursuivent les hommes, comme s'ils étaient des bêtes ». Les quatre cents lieues carrées de pays qui sont soumises au régime des capitaineries sont absolument ravagées par le gibier, petit et grand. En un mot, les anciens fonctionnaires sont devenus de véritables *nuisances* : « indifférents aux affaires de l'État comme à leurs propres affaires, laissant gouverner les unes par les intendants de province, les autres par leurs propres intendants ».

Aujourd'hui, ces survivances deviennent de plus en plus rares et difficiles à maintenir : l'hérédité des fonctions a disparu, sauf pour la monarchie ; la surveillance de l'opinion publique et de la presse oblige les sinécures à se dissimuler, et si le parasitisme persiste, il rend au moins aux travailleurs cet hommage d'être devenu plus hypocrite. Tout au plus trouverait-on, dans nos institutions modernes, quelques fonctions devenues manifestement inutiles et dont on ne remplace pas les titulaires, mais qu'on ne se décide cependant pas à supprimer : tels sont par exemple, en Belgique, le bourreau, qui se maintient malgré l'abolition en fait, sinon en droit, de la peine de mort, et les conseillers des mines, qui ne se réunissent plus jamais et qui, par suite des décès ne sont plus que trois sur cinq. De même, en Angleterre, les corporations de Londres, et en Ecosse, la convention des bourgs royaux, qui faisaient autrefois des lois municipales, se réunissent encore chaque année et conservent leur organisation avec un soin jaloux, mais ont depuis longtemps cessé de remplir aucune fonction (1).

(1) SPENCER. Sociologie, III, p. 345.

§ 4. Résumé et Conclusions.

En résumé, le parasitisme social peut avoir deux points de départ, diamétralement opposés : *prédatisme* ou *mutualisme*, ce dernier mot pris dans un sens très large, pour désigner tous les modes d'existence qui ne sont pas inutiles ou nuisibles à d'autres individus.

Les parasites prédateurs, ce sont donc les vaincus de la lutte pour l'existence, devenus incapables de détruire les individus ou les groupes auxquels ils s'attaquaient jadis et réduits désormais à exploiter de plus forts qu'eux.

Les parasites mutualistes nous représentent au contraire des êtres qui se sont voués au parasitisme pour mener une existence plus facile et qui parviennent à se procurer, sans travail, des moyens d'existence, grâce aux services rendus par leurs prédécesseurs.

Entre les parasites prédateurs et les parasites mutualistes, il y a des catégories intermédiaires, dont les unités composantes ont des origines très diverses. C'est le cas, par exemple, pour les parasites sexuels : les prostituées se recrutent aussi bien parmi les ouvrières mal payées, poussées à bout par la misère, que parmi des filles que leurs tendances et leurs relations rattachent plutôt au parasitisme prédateur. Il en est de même pour les proxénètes : les tenanciers des maisons de tolérance confinent au parasitisme propriétaire ; les souteneurs au contraire sont, la plupart du temps, des délinquants professionnels.

Dans tous ces divers cas on peut, en dernière analyse, ramener à des transformations de milieu la cause première du parasitisme : ce sont les progrès de l'organisation sociale qui créent aux prédateurs un milieu défavorable et contraignent au parasitisme leurs descendants ou leurs imitateurs. D'autre part, lorsque certaines institutions cessent de répondre aux besoins sociaux, la conservation de leur structure donne inévitablement naissance à un grand nombre de parasites.

Remarquons que cette évolution vers le parasitisme n'est pas irréversible. Lorsqu'on n'a pas affaire à des dégénérés, les parasites sociaux peuvent retourner au mutualisme. A plus forte raison peuvent-ils, à la faveur des circonstances, se transformer à nouveau en prédateurs.

*
* *

III.

INFLUENCE DE LA VIE PARASITAIRE SUR LE PARASITE.

Nous étudierons successivement les trois groupes de modifications qui se produisent par suite d'adaptation à la vie parasitaire : 1° *Atrophie des organes inutiles ;* 2° *Développement de dispositifs nouveaux ;* 3° *Transformation de moyens de reproduction.*

§ 1. Atrophie des organes inutiles.

Chaque fois que chez un être vivant, un dispositif quelconque devient inactif, on voit toujours l'atrophie de l'organe suivre de près la disparition ou l'interruption de la fonction. Lors de la fracture d'un membre, l'immobilisation prolongée de ce membre dans un bandage entraîne la dégénérescence partielle des muscles de la région. Le même phénomène acquiert un caractère définitif lorsque l'inactivité devient permanente ; c'est ce qui s'est produit, par exemple, chez les Cétacés, par suite de leur adaptation à la vie pélagique : la natation s'effectuant uniquement au moyen de la queue et des membres antérieurs, les pattes de derrière ont disparu par défaut d'usage et il n'en persiste que la partie du squelette qui donne attache aux muscles restés actifs.

Il faut rechercher l'interprétation de cette atrophie — que nous allons retrouver chez les parasites — dans la sélection naturelle et la survivance des mieux adaptés. On peut dire que les organes inactifs deviennent parasites du reste de l'organisme, au même titre que, chez les plantes panachées, les parties dépourvues de chlorophylle sont parasites des parties vertes. Or, dès l'instant où un organe devient une surcharge, l'individu qui en est pourvu se trouve dans des conditions d'infériorité dans la lutte pour l'existence, et l'atrophie de cet organe constitue un avantage que la sélection

naturelle tend à fixer. Aussi la panachure n'est-elle pas héréditaire.

Cette cause d'atrophie agit, avec une énergie toute particulière, chez les parasites. Ceux-ci se trouvent toujours dans des conditions d'existence précaire ; il est de leur intérêt, sous peine de tuer la poule aux œufs d'or, d'exiger le moins de nourriture possible de l'hôte auquel ils s'imposent ; par conséquent, les organes inutiles sont une surcharge plus nuisible pour eux que pour les êtres qui vivent d'une manière indépendante. Aussi constate-t-on que chez les parasites, l'atrophie est beaucoup plus rapide et plus complète que dans les autres cas : les végétaux perdent leurs racines et même leurs feuilles ; et, chez les animaux, la vie de relation se réduit en raison de leur degré de parasitisme, le système nerveux tend à disparaître, si bien que, dans beaucoup d'espèces, le corps finit par n'être plus qu'un sac, avec un ovaire ou des glandes séminales.

En matière sociale, la dégénérescence parasitaire est avant tout cérébrale. Ce sont les facultés intellectuelles qui s'atrophient par inaction ; la dégradation physique ne vient qu'après, et par contre-coup. Toutes autres conditions restant égales, nous avons déjà dit que la dégradation du parasite doit être d'autant plus grande qu'il fait moins d'efforts pour se procurer des moyens d'existence. A ce compte, le maximum de dégénérescence devrait se rencontrer chez les sinécuristes et les propriétaires, mais il ne faut pas oublier qu'ils ont, en général, de meilleurs antécédents héréditaires que les parasites prédateurs, qu'ils vivent dans un milieu plus favorable, et que, de plus, la plupart d'entre eux ne sont pas totalement dépourvus de préoccupations intellectuelles.

En tous cas, il est certain que, dans le même groupe de parasites, la dégradation augmente en même temps que l'oisiveté : les pensionnaires des maisons de prostitution sont ordinairement très inférieures en intelligence aux filles en carte, et surtout aux prostituées clandestines, qui sont obligées de faire plus d'efforts pour recruter des clients, déjouer la surveillance de la police et souvent aussi se procurer d'autres moyens d'existence que la prostitution.

§ 2. Développement de dispositifs nouveaux.

Les modifications qui se produisent, à ce point de vue, chez un

organisme qui devient parasite, peuvent être de deux sortes : 1° *Acquisition et perfectionnement des moyens d'attaque appropriés à ce mode d'existence ;* 2° *Apparition de dispositifs secondaires par suite des changements de milieu qui résultent de la vie parasitaire.*

I. Adaptations secondaires. — Ces modifications secondaires s'expliquent fort aisément ; il est de toute évidence que si le parasitisme amène la transplantation dans un autre milieu, le parasite devra s'adapter à ce milieu et acquérir certains caractères nouveaux, bien que ceux-ci puissent ne lui être d'aucune utilité pour l'exploitation de sa victime.

Le fils de famille qui s'en va à la ville, manger les rentes de son père ; la gardeuse de dindons qui se métamorphose en lorette ; l'Arabe nomade qui se fixe dans les faubourgs d'Alger ou de Constantine ; le hobereau qui s'absente de ses terres pour aller dépenser à la Cour les revenus que lui font ses manants ; en un mot, tous ceux qui doivent se déplacer lorsqu'ils deviennent parasites, prennent une apparence très différente de celle qu'ils auraient eue, s'ils avaient conservé leur primitif séjour. Cette transformation devient surtout caractéristique lorsque la même cause agit pendant longtemps sur un grand nombre d'individus, et notamment quand une race conquérante s'installe dans un pays et se met à vivre en parasite de la population vaincue : les descendants des Mandchous, qui portent les ongles en tire-bouchon, pour bien marquer leur horreur du travail manuel, ne ressemblent plus guère à leurs ancêtres, les guerriers farouches venus des hauts plateaux de l'Asie centrale.

Il va sans dire que ces adaptations se retrouvent dans le monde biologique, avec des caractères beaucoup plus tranchés et qui se transmettent héréditairement.

C'est le cas, par exemple, pour les animaux qui deviennent ento-parasites, et, dans le règne végétal, pour les plantes épiphytes.

Lorsqu'une plante, cessant de puiser sa nourriture dans le sol, s'installe sur les branches d'un arbre, elle doit, sous peine de mort, acquérir des dispositifs nouveaux qui lui permettent de se procurer l'eau et les matières minérales que ses congénères empruntent

directement au sol. Son genre de vie la place dans des conditions analogues à celles où se trouvent les plantes fixées à des rochers ou à d'autres *substrata,* sur lesquels il est difficile de se procurer l'eau et les sels nutritifs. Aussi trouvons-nous chez les plantes épiphytes des dispositifs variés, qui assurent l'absorption de l'eau et la mise en réserve de ce liquide pour une utilisation ultérieure.

Chez les Broméliacées épiphytes, notamment, les bases des feuilles forments des cornets, dans lesquels s'accumulent, avec une provision d'eau de pluie, des déjections d'oiseau, des feuilles mortes et autres détritus qui se décomposent lentement en leurs éléments inorganiques. Au fur et à mesure de ses besoins, la plante emprunte à ce garde-manger, ou plutôt à cette fosse à purin, la nourriture que les Broméliacées non épiphytes, qui sont dépourvues de ce dispositif, empruntent directement au sol.

Chez les animaux, le Remora nous offre un exemple caractéristique de ces modifications secondaires qui sont la conséquence du parasitisme, mais qui ne facilitent en rien l'exploitation de l'organisme parasité. On sait que la plupart des poissons ont le dos foncé et le ventre blanc, de telle sorte que l'ennemi, s'il se trouve au-dessus d'eux, les distingue difficilement sur le fond sombre, tandis que, s'il est en dessous, il aperçoit non moins difficilement leur corps, qui se détache à peine sur le milieu éclairé qui l'entoure. Par suite de son adaptation à la vie parasitaire, le Remora présente une disposition exactement inverse : comme il s'attache au Requin par sa première nageoire dorsale transformée en ventouse, son ventre, s'il était blanc, trancherait d'une manière très apparente sur la peau sombre du Requin et l'animal se trouverait dangereusement exposé aux regards de ses ennemis ; c'est pourquoi le ventre est devenu très foncé, comme la peau du Requin, tandis que c'est le dos qui est pâle.

De même, les parasites des animaux pélagiques, alors même qu'ils sont d'origine littorale, ont perdu leurs couleurs et sont devenus à l'exemple de leurs hôtes, transparents ou bleuâtres, comme le milieu qui les baigne, afin de se dissimuler aux regards de ceux qui les pourchassent.

II. Moyens d'attaque. — *A. Parasitisme organique.* — L'adaptation d'un être à la vie parasitaire nécessite l'acquisition et le perfectionnement de moyens d'attaque appropriés à ce nouveau mode d'existence. Seulement, il va sans dire qu'en matière biologique, cette évolution adaptatrice est nécessairement une chose fort lente, qui doit se poursuivre pendant une innombrable série de générations, et dont il est par conséquent impossible de décrire les phases successives. C'est seulement chez les microbes que les générations se succèdent assez rapidement pour permettre l'étude expérimentale des perfectionnements dans les moyens d'attaque.

On sait, en effet, qu'il est aisé d'immuniser un animal contre certaines espèces microbiennes, de réaliser, par exemple, cet état réfractaire, chez le Cobaye, à l'égard du Vibrion de Metchnikoff. Or l'on constate que si on inocule à ce Cobaye vacciné, des Vibrions de virulence déterminée, les moyens d'attaque de ceux-ci se perfectionnent, en ce sens que leur virulence devient de plus en plus grande. Après que l'expérience a duré quelques heures, les microbes que l'on retire du corps de l'animal immunisé amènent beaucoup plus rapidement la mort d'un Cobaye neuf, que les microbes extraits de la culture d'où l'on est parti.

L'hypothèse la plus probable pour expliquer ce fait, c'est que conformément aux lois de la sélection naturelle, les microbes les plus virulents résistent seuls aux leucocytes et transmettent héréditairement cette virulence, qui va toujours s'intensifiant à mesure que les générations microbiennes se succèdent.

Ce qui se passe en quelques heures chez les microbes, a dû se prolonger pendant des siècles, pour les moyens d'attaque des parasites plus haut placés sur l'échelle des êtres ; mais, au fond, ce sont les mêmes phénomènes, déterminés par les mêmes causes. Les crochets des Vers Cestodes, la ventouse du Remora, les suçoirs de la Cuscute n'existent pas chez les Vers, les Poissons ou les Phanérogames qui, tout en appartenant aux mêmes groupes, vivent à l'état libre. Il semble donc que ces dispositifs aient dû se développer, lorsque ces organismes ont commencé à vivre en parasites. D'ailleurs, nous avons vu que l'ontogenèse fournit, à l'appui de cette hypothèse, des présomptions décisives : c'est ainsi, par exemple, que chez la Sacculine, lorsque l'animal se fixe, nous assistons à l'atrophie des organes

qui deviennent inutiles et à la formation de ceux qui deviennent nécessaires.

Le développement des moyens d'attaque, leur adaptation de plus en plus parfaite aux besoins du parasite, entraînent nécessairement leur *spécialisation croissante*. Lorsqu'un être doit vivre aux dépens de plusieurs espèces différentes, chacune de celles-ci se défend à sa manière et le parasite, obligé de disperser et de varier ses moyens d'attaque, se trouve privé des avantages qui n'appartiennent qu'aux spécialistes. Aussi, a-t-il tout intérêt à concentrer ses efforts sur une espèce déterminée, et l'action permanente de cette tendance a eu pour résultat que certains parasites sont exclusivement adaptés à vivre dans un seul organe et aux dépens d'une seule espèce.

Cela présente en outre l'avantage de restreindre la concurrence entre les exploiteurs ; chacun se réserve un domaine : les Poux vivent sur la peau, les Filaires dans le sang, le Tænia dans le tube digestif.

Et, parmi les Tænias, il en est plusieurs qui ne peuvent vivre qu'aux dépens d'un seul animal : le Tænia du Chien (*Canis domesticus*) est incapable de vivre dans le tube digestif du Renard (*Canis vulpes*). De même, le Tænia qui vit à l'état de cysticerque dans le corps de la Souris, doit, sous peine de mort, passer ensuite dans le tube digestif d'un Chat. Si, par une cause quelconque, cette migration ne s'opère pas, si, par exemple, la Souris est mangée par un Hibou, au lieu de l'être par un Chat, le Tænia se trouve dans l'impossibilité d'achever le cycle de son développement.

En parlant de la Rouille du blé, qui doit passer nécessairement par l'Épine-Vinette, nous avons déjà montré qu'il existe dans le règne végétal, des exemples tout à fait analogues de spécialisation extrême du parasitisme.

Cependant, chez les Urédinées, de même que chez les Vers Cestodes, la spécialisation n'est pas toujours poussée aussi loin. Certains Tænias peuvent s'attaquer indifféremment à plusieurs espèces, et il y a des Urédinées dont le cycle de développement peut se poursuivre sur une seule plante. C'est ainsi que celle qui infeste les Rhododendrons des Alpes peut, à la rigueur, s'y maintenir pendant toute l'année ; cependant, lorsqu'elle trouve des Epicéas à sa portée, elle s'y installe durant le printemps et l'été ; mais, comme elle est incapable d'y séjourner pendant l'hiver, elle doit

nécessairement être transportée, en automne, sur le Rhododendron.

B. Parasitisme social. — Chez les parasites sociaux, l'hérédité peut transmettre certaines prédispositions, certaines aptitudes à la vie parasitaire, mais le développement et le perfectionnement des moyens d'attaque sont le produit de l'imitation, sous toutes ses formes. Les mendiants se transmettent les ficelles du métier, les vieux pick-pockets se font une gagne-pain du dressage de leurs élèves, les associations de malfaiteurs imposent aux nouveaux membres l'obligation de faire un noviciat, et, à mesure que nos civilisations deviennent plus complexes, les parasites, tout aussi bien que les travailleurs, éprouvent le besoin de se spécialiser.

On n'a réellement que l'embarras du choix parmi ces exemples de spécialisation.

Les prostituées peuvent se classer d'après les catégories d'individus aux dépens de qui elles vivent : filles de barrières, filles à soldats, filles à parties, filles de brasserie, etc. Ces diverses espèces — et l'on en pourrait citer bien d'autres — acquièrent peu à peu des habitudes, des mœurs, des moyens d'action appropriés aux habitudes et aux goûts de leur clientèle spéciale.

De même, les usuriers s'attaquent presque toujours à une catégorie d'individus bien déterminée : les uns n'ont de relations qu'avec les fils de famille ; d'autres, les prêteurs à la petite semaine, s'en prennent aux ouvriers et aux petits commerçants ; d'autres encore, vivent aux dépens des paysans. Tous les tenanciers de maisons de tolérance font des prêts usuraires aux prostituées, non seulement pour en tirer un bénéfice direct, mais encore et surtout dans le but de les mettre dans l'impossibilité matérielle de se libérer et de quitter la maison.

Les autres parasites prédateurs ont généralement aussi leur clientèle spéciale et recourent à des moyens d'attaque, dont il leur arrive rarement de se départir. « Une longue expérience m'a donné la conviction, écrit M. Locatelli (*Sorveglianti e sorvegliati*, p. 69, Milan 1876) que les malfaiteurs usent presque toujours d'une méthode qui leur est propre et tout à fait spéciale dans l'accomplissement de leurs exploits ». Et M. Lombroso, à qui nous empruntons

cette citation, ajoute : « Il arrive souvent que l'habileté de certains criminels paraît merveilleuse. Mais, si l'on y regarde de près, tout étonnement disparaît. S'ils réussissent si bien, c'est parce qu'ils se répètent souvent. »

Non seulement le voleur ne fera jamais que voler, mais encore, parmi ces malfaiteurs, il en est qui ne s'attaquent qu'aux magasins ; d'autres, qu'aux maisons particulières. Et même, dans ces derniers on distingue des sous-divisions. VIDOCQ cite les voleurs de maisons qui entrent au hasard (*cambrioleurs à la flan*) ; ceux qui préparent de loin leur coup, prennent un appartement dans le voisinage et se donnent des allures de gens honnêtes (*nourrices*) ; ceux qui s'entendent au préalable avec les concierges ou se procurent de fausses clefs (*caroubleurs*) : ceux qui entrent sous un prétexte quelconque (*chevaliers de la rampe*). Considérez les seuls voleurs du port de Londres : vous y verrez les *pirates*, qui pillent à main armée les petites embarcations : les *chevau-légers* qui, pour faire un butin plus abondant, percent les sacs de blé ; les *hirondelles de boue*, qui dérobent les fers, le combustible des bâtiments, etc. » (1).

L'association entre malfaiteurs favorise nécessairement la spécialisation des moyens d'attaque. « Dans les bandes nombreuses, dit encore M. LOMBROSO, on observe quelquefois une véritable subdivision du travail : il y a un bourreau, un maître d'école, un secrétaire, un commis-voyageur, quelquefois même un curé et un médecin (2).

§ 3. Transformation des moyens de reproduction.

I. Parasitisme organique. — Les deux premières formes de l'adaptation à la vie parasitaire — atrophie des organes inutiles ; apparition de dispositifs nouveaux — se rapportent à la conservation de l'individu ; nous avons maintenant à nous placer au point de vue de l'espèce.

C'est surtout chez les entoparasites, que des modifications pro-

(1) LOMBROSO. L'Homme criminel, p. 431.

(2) Ibid., p 522.

fondes ont dû nécessairement se produire : 1° pour que la fécondation soit possible ; 2° pour que les éléments reproducteurs ou les jeunes parasites puissent sortir de l'hôte habité par leurs parents et enfin, 3° pour qu'ils puissent, à leur tour, se fixer dans un nouvel hôte. Nous examinerons successivement ces trois points de vue.

A. Moyens employés par le parasite pour donner naissance aux éléments reproducteurs. — Dans beaucoup de cas, les parasites habitent en très petit nombre dans le corps de leur hôte, ou même sont complètement isolés. C'est le cas, par exemple, pour le Tænia de l'homme, qui doit à cette circonstance le nom qu'on lui donne d'habitude : ver solitaire. Il faut évidemment, pour qu'il puisse produire des œufs fécondés, qu'il soit hermaphrodite.

Dans d'autres cas, la fécondation n'est pas intimement liée à l'hermaphoditisme du parasite. Chez les Bopyriens, par exemple, la femelle, seule parasite, reste en communication directe avec le dehors ; le mâle, resté libre, a donc facilement accès auprès d'elle. D'autre espèces, qui vivent en permanence aux dépens d'un seul hôte, se fixent toujours par couples, pour éviter des déplacements : c'est ainsi que dans les Modioles, gros Mollusques bivalves de la Mer du Nord, qui sont parasités par les Pinnothères, on trouve toujours le mâle et la femelle de ce crabe, par paires. Ceux-ci conservent la même forme et ne vivent pas attachés l'un à l'autre ; mais, chez un très grand nombre d'autres parasites — et notamment chez les Lernéens — le mâle, qui est tout petit, s'accroche à la femelle et vit aux dépens de celle-ci, qui est elle-même parasite des Poissons. Dans beaucoup de cas, la dégradation du mâle est si complète, qu'il finit par n'être plus, pour ainsi dire, qu'un testicule appendu aux organes générateurs de la femelle. De telle sorte, que par une série de transitions, nous confinons aux dispositifs que la vie parasitaire a créés chez le Tænia : chaque proglottis capable d'être fécondé par son voisin.

Un pas de plus et nous rencontrons des parasites dont les œufs peuvent se développer sans avoir été fécondés par des spermatozoïdes. C'est le cas, par exemple, pour les Pucerons, qui sont très petits par rapport à l'hôte qu'ils exploitent et qui peuvent par conséquent se multiplier d'une façon extraordinaire sans que la nourriture

leur fasse défaut. La reproduction sexuelle n'apparaît chez eux qu'à l'approche de l'automne pour donner naissance à des œufs destinés à passer l'hiver.

B. *Moyens employés par les parasites pour favoriser la sortie des éléments reproducteurs.* — Au moment où le parasite est capable de donner des éléments reproducteurs, il habite presque toujours un organe qui est en communication avec le dehors, c'est-à-dire chez les animaux, le tube digestif ou ses dépendances. Le Tænia, par exemple, qui vit à l'état de cysticerque (larve asexuée) dans l'un ou l'autre des organes clos de l'économie (foie, cerveau, etc.), se loge au contraire dans l'intestin, pendant la phase où il est sexué, de telle sorte que ces œufs sont entraînés vers l'extérieur par les excréments. La Filaire de Médine, lorsqu'elle est sexuée, provoque dans la peau la formation d'une tumeur dans laquelle elle se loge, et la dissémination des œufs s'opère lorsque l'hôte ouvre la tumeur. Des phénomènes analogues se rencontrent chez les Champignons parasites : leur appareil végétatif se développe tout entier dans les tissus de leur hôte ; les spores, au contraire, font saillie au dehors et sont disséminés par le vent.

Certains parasites enfin, tels que l'Ichneumon, se développent entièrement dans le corps de leur hôte, mais arrivés au terme de leur existence, ils en sortent et volent librement de manière à disséminer leurs œufs.

C. *Moyens employés pour que les jeunes parasites puissent trouver un hôte.* — Trois hypothèses peuvent se présenter : tantôt, comme dans le cas de l'Ichneumon, c'est la mère qui se charge de déposer ses œufs dans un hôte approprié ; tantôt, le transport des œufs est livré au hasard ; tantôt enfin c'est le jeune parasite qui va lui-même à la recherche d'un hôte.

1° *Dans le premier groupe rentrent les parasites que l'on considère ordinairement comme libres à l'état adulte.* En réalité, à cette époque de leur vie, ces animaux ne vivent plus en parasites, puisqu'ils ne se nourrissent plus de la substance d'autrui, mais il est à remarquer que dans la majorité des cas, ils ne se nourrissent plus du tout et que parfois même ils n'ont pas de tube digestif. Dès qu'il porte des œufs fécondés, l'Ichneumon ne vit plus que pour aller

les déposer dans les chenilles aux dépens desquelles vivront ses larves;

2° *Dans le second groupe, comme les éléments reproducteurs sont dépourvus de tout moyen de locomotion active, leur arrivée à bon port est avant tout une question de chances.* Mais certains dispositifs spéciaux se sont développés chez les parasites pour multiplier celles-ci.

Tout d'abord, et cette observation s'applique à tous les parasites, animaux ou végétaux, ils sont constitués de telle sorte qu'ils produisent des germes, œufs, graines ou spores en quantité prodigieuse.

De plus, les éléments reproducteurs présentent parfois une conformation particulière qui facilite le transfert dans le milieu où ils sont destinés à se développer.

Un petit Mollusque qui vit sur les roseaux renferme le sporocyste d'un Ver Trématode qui se trouve à l'état adulte dans le tube digestif de certains Oiseaux ; ce sporocyste vient faire saillie sur la tête du Mollusque, sous forme d'une excroissance colorée qui ressemble un peu à une chenille. L'Oiseau, attiré par ce déguisement trompeur avale à la fois l'hôte et le Ver qui va maintenant vivre en parasite de celui qui l'a dévoré (1).

De même, chez les plantes parasites, nous rencontrons quantité de dispositions destinées à assurer la germination des graines. Celles-ci, presque toujours très petites, et dont le nombre se chiffre quelquefois par millions pour une seule plante, sont emportées par le vent dans toutes les directions. Souvent aussi, elles portent des organes accessoires qui facilitent leur dissémination (ailes, barbes, soies, etc.). Le Gui nous offre encore un autre dispositif : ses fruits sont charnus et servent de nourriture aux Oiseaux, particulièrement aux Merles ; les graines entourées d'une gaîne visqueuse traversent leur tube digestif sans être altérées. Lorsque l'Oiseau dépose ses déjections sur une branche d'arbre, la graine reste collée à l'écorce et se trouve ainsi dans des conditions favorables à sa germination.

3° *Reste le troisième groupe, les jeunes qui vont eux-mêmes à la recherche de l'hôte.*

(1) LAMEERE. Esquisse de la Zoologie, p. 103.

Chez les Plantes, cela n'existe guère que chez la Cuscute : les jeunes pousses s'allongent beaucoup et leur extrémité décrit dans l'espace des spirales qui les mettent en contact avec les plantes nourricières dans lesquelles elles implantent leurs suçoirs. C'est de la même façon que la Cuscute adulte, après avoir épuisé son premier hôte, étend ses rameaux vers un individu encore intact.

Chez les animaux, on rencontre assez fréquemment des parasites — Crustacés, Vers ou Insectes — qui vivent à l'état libre dans les premiers temps de leur existence et choisissent eux-mêmes l'hôte auquel ils vont se fixer.

Les Meloës, par exemple, sont des Insectes qui vivent en parasites dans les nids des Bourdons. La mère dépose ses œufs sur la terre au pied des plantes qui sont visitées par ces Hyménoptères. La jeune larve, au sortir de l'œuf, grimpe le long de la plante et va s'installer dans une fleur ; puis, quand un Bourdon vient s'y poser pour en sucer le nectar, elle s'accroche à ses poils et se fait transporter dans le nid.

L'exemple le plus caractéristique de ces migrations des larves de parasites à la recherche d'une proie se rencontre chez les *Trématodes*. La Douve du foie qui vit dans les canaux biliaires du Mouton en est le type. Les œufs qu'elle produit sont expulsés avec les excréments, et arrivés dans l'eau, ils donnent une microscopique larve ciliée qui nage vers un Mollusque dans le corps duquel elle pénètre. Là, elle se transforme en un *sporocyste,* sorte de sac informe dans lequel apparaissent de nouveaux sporocystes et des *rédies* commençant à offrir un rudiment de tube digestif. Dans les rédies se produisent des *cercaires* qui présentent à peu près la structure de la Douve, mais qui sont en outre pourvus d'une queue musculaire. Ces cercaires sortent de leur hôte, nagent et vont s'enkyster dans d'autres Mollusques : ceux-ci, qui se promènent fréquemment sur les plantes voisines du bord des eaux, sont avalés involontairement par le Mouton ; arrivées dans son tube digestif, les Douves sont mises en liberté, et vont se loger dans le foie où elles deviennent adultes (1).

(1) LAMEERE. Esquisse de la Zoologie, p. 102

B. Parasitisme social. — Nous ne retrouvons pas, en matière de parasitisme social, des phénomènes analogues à ceux que nous venons de décrire chez les plantes ou les animaux, et cela pour cette excellente raison que, dans le domaine social, le maintien d'une variété de parasites n'est pas subordonné à des phénomènes de reproduction, mais à des phénomènes d'imitation : la stérilité des prostituées n'empêche pas que la prostitution persiste ; châtrez tous les criminels et, à défaut de descendants ; il se trouvera d'autres individus pour suivre leur exemple ; si malthusiens que soient les fainéants, il y en aura toujours autant et plus qu'il n'y aura de sinécures. Le nombre des Tænias est limité par celui des œufs qui arrivent à terme, mais la multiplication imitative des parasites sociaux n'a pas d'autres limites que l'exploitabilité de la société qui les entretient.

Est-ce à dire cependant qu'il faille méconnaître la très réelle influence de l'hérédité sur le développement du parasitisme ? Assurément non : les caractères personnels des parasites sociaux ne se transmettent pas, mais, comme ce sont toujours, plus ou moins, des dégénérés, ils donnent naissance à des êtres que leur dégénérescence voue, sinon au parasitisme spécialisé de leurs parents, du moins à l'une ou l'autre des formes du parasitisme. Il n'est guère douteux, par exemple, que les parasites criminels engendrent généralement des individus qui vont accroître le résidu social, et tout le monde a vu, dans les traités de criminologie, des arbres généalogiques fort probants à cet égard.

La question semble d'autant plus grave que le parasite — dans le domaine social, comme dans le domaine biologique — présente un développement anormal de la vie végétative et spécialement des fonctions de la reproduction. « D'après la loi de compensation, dit M. Schaeffle, les parasites, qui ne dépensent pas une grande activité nerveuse et musculaire, doivent nécessairement tomber dans des excès de boisson, de nourriture et de débauche ». On connaît à cet égard les habitudes de la jeunesse dorée, les mœurs de la noblesse décadente, la paillardise des parasites qui portent le manteau religieux. Il en est de même pour les parasites prédateurs, d'après les observations faites par le Dr Corre (1) et naturellement aussi pour les parasites sexuels.

(1) Corre. Les Criminels, pp. 163 et 170.

Ne faut-il pas conclure de cette tendance à des abus sexuels que les parasites, plus prolifiques que leurs victimes, ne tendent à se multiplier plus rapidement que celles-ci et à augmenter constamment le nombre des dégénérés ?

Nous ne le croyons pas, et ce, parce qu'un grand nombre de facteurs agissent en sens contraire, tantôt séparément, tantôt d'une manière simultanée.

1° Incapacité reproductive des dégénérés. Dans son étude sur les prostituées et les voleurs, Mme P. Tarnowsky insiste longuement sur ce point (1) ;

2° Mortalité plus grande dans les classes dont le genre d'existence confine au parasitisme, sans avoir entraîné cependant la dégénérescence complète : mendiants, vagabonds, etc ;

3° Indépendamment des causes physiologiques qui empêchent la multiplication des parasites, il faut encore et surtout tenir largement compte de ce que ceux-ci ont généralement intérêt à ne pas être trop nombreux et que, par conséquent, ils recourent à des moyens préventifs. Les rentiers et les sinécuristes sont, en général malthusiens, par égoïsme, pour n'avoir pas à supporter des charges de famille ; les voleurs ont ordinairement des relations avec des prostituées et celles-ci sont le plus souvent infécondes, soit parce qu'elles se font avorter, soit parce que la grossesse étant un obstacle à la recherche des hommes, elles prennent soin, par les *modi faciendi* connus, de rendre les approches subies stériles (2) ;

4° Il faut tenir compte en outre, pour certaines catégories de parasites, du désir de soustraire leurs enfants d'un milieu qui leur fait horreur. Parent-Duchatelet a maintes fois constaté le fait chez les prostituées et Lombroso signale également, que les recéleurs et les voleurs enrichis s'efforcent, à l'exemple de beaucoup de femmes de mauvaise vie, de fermer à leurs enfants leur triste carrière.

En résumé donc, il semble que la multiplication des parasites, sous l'influence de l'hérédité, ne soit guère à craindre : si le para-

(1) V. Bibliothèque du progrès médical et Lecrosnier, 1889, ch. VIII. Extinction de la race chez les prostituées, pp. 55, 59 et 61.

(2) Fiaux. De la prétendue stérilité involontaire des prostituées. Paris, 6 mai 1889.

sitisme entraîne la dégénérescense, il y a infécondité ; sinon les parasites eux-mêmes ont intérêt à limiter le nombre de leurs enfants, et les soignent si peu, lorsqu'ils en ont, que la mortalité de ceux-ci dépasse la moyenne. Au surplus, dans la seconde hypothèse, on n'a pas affaire à des dégénérés, obligés par leur faiblesse même, à vivre en parasites.

Le véritable danger réside dans la multiplication imitative, à la faveur d'une structure sociale qui facilite le développement du parasitisme ; mais les moyens d'obvier à ce danger rentrent plutôt dans notre dernier chapitre, où nous allons parler de la défense contre les parasites.

Remarquons pour finir qu'en tout état de cause, et quelles que soient les défectuosités d'une organisation sociale, il y a toujours une limite dernière à la multiplication des parasites : le nombre de ceux-ci reste nécessairement en rapport avec le nombre des parasités qui doivent les nourrir. On peut, il est vrai, citer d'assez nombreux exemples de tribus ou de peuples presqu'entièrement parasites, mais dans ce cas ce sont des parasites externes qui se font entretenir par une population plus nombreuse qu'eux. C'est ainsi que les tribus pillardes vivent aux dépens de certaines communautés agricoles ; que les Hollandais exploitent les habitants de l'Insulinde, et, pour prendre un exemple parmi les parasites sexuels, que les filles des Ouled Naïl vont gagner leur dot dans les maisons de tolérance des grandes villes algériennes.

*
* *

IV.

INFLUENCE DU PARASITISME SUR LE PARASITÉ.

Les modifications que le parasitisme produit chez celui qui en est victime peuvent se classer sous trois rubriques : 1° *Affaiblissement du parasité ;* 2° *Obligation pour celui-ci de rendre des services au parasite ;* 2° *Développement des moyens de défense contre ce dernier.*

§ 1. Affaiblissement du parasité.

L'affaiblissement qui doit résulter pour un être de ce qu'un autre vit à ses dépens, est chose tellement évidente qu'il nous paraît inutile d'insister sur ce point. Seulement, il va sans dire que la gravité de la lésion est extrêmement variable. Le dommage se réduit presqu'à zéro, pour l'arbre qui sert de support à une plante grimpante ou pour les feuilles dont une espèce d'insectes prend la forme et la couleur. Dans d'autres cas, au contraire, le parasite cause de tels ravages que la mort de sa victime ne tarde pas à s'ensuivre.

Les Phylloxéras, par exemple, ont fait périr des milliers de vignes ; la même chose se produit dans les diverses maladies microbiennes. Citons encore cette curieuse affection, connue sous le nom d'anémie des mineurs, que l'on a observée surtout lors des travaux de percement du Mont-Cenis. L'anémie des mineurs est produite par un ver (*Anchylostoma*), qui se localise dans le duodénum, se nourrit de sang et peut épuiser son hôte à tel point que celui-ci finit par succomber.

M. Paul Combes, dans son livre sur *les Civilisations animales*, nous fournit un exemple fort curieux des conséquences désastreuses que le parasitisme produit dans certains cas : le parasite habituel des Fourmis à miel est une Mite qui se développe en grande abondance dans les fourmilières, au point d'envahir parfois le corps de presque toutes les Fourmis. Une fourmilière envahie par les mites ressemble à une ville hantée par une épidémie. Les fourmis périssent une à une et, sur le chemin du cimetière, l'on n'aperçoit plus que cadavres transportés à la fosse commune. Les galeries deviennent désertes ; les Fourmis malades ne peuvent bientôt plus suffire au service funèbre, et les cadavres restent gisants dans les chambres et les galeries, jusqu'au moment où les derniers habitants de la maison finissent aussi par périr.

Le parasitisme social, caractérisé par l'emprunt des moyens d'existence, n'occasionne pas de perturbations aussi graves que le parasitisme de nutrition dont nous venons de décrire les effets. Cependant il arrive que les parasites sociaux se multiplient de telle sorte, ou acquièrent un tel degré de nocuité, qu'ils épuisent com-

plètement les travailleurs qui les font vivre. Spencer rapporte qu'en Orient, la rapacité des monarques a été quelquefois jusqu'à prendre une si grande partie du produit des sujets, qu'il fallait ensuite leur rendre de quoi faire les semailles.

L'Espagne, à la fin du siècle dernier, peut être considérée comme le type de la communauté réduite à une sorte de consomption économique par le développement effrayant des parasites et des travailleurs insuffisamment productifs. Sous Philippe III, on comptait 988 couvents de femmes et 32,000 moines mendiants ; le nombre des monastères avait triplé pendant les cinquante années qui précédèrent 1624, et le nombre des moines s'était accru dans une proportion plus forte encore. Le recensement de 1788 donna un total de 1.221.000 prêtres, soldats, marins, nobles, avocats, employés du fisc, étudiants et domestiques, sur environ 3.800.000 hommes, desquels il faut déduire encore une masse de mendiants, de vagabonds, etc. (1).

§ 2. Services rendus aux parasites par le parasité.

Ce serait une erreur de croire que les parasités réagissent toujours, avec plus ou moins d'énergie, pour se débarrasser des parasites. Un grand nombre d'entre eux s'y soumettent passivement. Quelques-uns même rendent des services à leurs exploiteurs et, en matière de parasitisme organique, modifient leur structure afin de se rendre plus utiles à ceux-ci.

C'est une chose très frappante, dit M. Paul Combes, que l'impuissance habituelle des animaux à lutter contre les parasites, et, en particulier, que l'ineptie dont ils font preuve lorsqu'il s'agit de les combattre. Les Hyménoptères sociaux, les Abeilles, les Guêpes, si bien armées, ne savent ni les exterminer, ni même semble-t-il les apercevoir. En leur présence, ces Insectes, du reste si sagaces, semblent être comme frappés de cécité.

Quant aux Crabes, lorsqu'une Sacculine les attaque, ils ne se bornent pas à subir passivement cette exploitation, mais ils se transforment de manière à protéger leur parasite. On sait, en effet, que la queue, chez le Crabe femelle, est formée de segments

(1) Roscher. Principes d'Écon. pol., II, pp. 144 et 145. Trad. Wolowski.

articulés, pouvant se replier et protéger efficacement les œufs que la bête porte sous l'appendice caudal. Or, quand un Crabe, mâle ou femelle, porte une Sacculine, l'animal est presque toujours frappé de stérilité complète : l'on constate alors que, chez la femelle, la queue protège, non pas les œufs absents, mais le parasite qui occupe leur place ; et chez le mâle, la queue, qui est normalement formée d'articles dépourvus de mobilité les uns par rapport aux autres, devient presque identique à celle de la femelle.

Des phénomènes analogues se rencontrent assez fréquemment chez les végétaux.

Le *Melandryum album*, de la famille des Caryophyllées, est dioïque par avortement : les fleurs, au moment de leur naissance, contiennent à la fois des étamines et un pistil ; mais chez certaines plantes, les étamines s'atrophient et l'individu devient femelle ; chez d'autres, au contraire, c'est le pistil qui cesse de se développer et, par conséquent, toutes les fleurs sont mâles. Un champignon, *Ustilago antheridarum*, vit en parasite du *Melandryum album* et y provoque des phénomènes tout à fait semblables à la castration parasitaire des Crabes attaqués par la Sacculine. Le Champignon, s'il s'en prend aux fleurs mâles, s'installe dans les anthères et y prend la place des grains de pollen, ce qui entraîne nécessairement la stérilité de la fleur ; mais, si c'est une fleur femelle qui est attaquée, les transformations se compliquent : on voit le pistil s'atrophier et par contre, sous l'influence de l'*Ustilago* qui a intérêt à se loger dans les anthères, les étamines qui, normalement, resteraient rudimentaires, acquièrent la même forme que chez la fleur mâle.

Un autre exemple caractéristique, ce sont les transformations que subissent les feuilles sous l'action des Cécidomyes (Insectes de l'ordre des Diptères), qui les habitent.

Dans un grand nombre de cas, la feuille, dont la face inférieure donne asile à ces Insectes, se recourbe vers le bas, comme un toit ou un parapluie, de manière à mieux protéger ses hôtes contre les intempéries (*Cecidomyia persicariæ*). D'autres fois, le rameau attaqué, au lieu de porter des feuilles disposées à une certaine distance les unes des autres, reste très court, de telle sorte que les feuilles, à cause de la brièveté des entre-nœuds, se rapprochent fortement et se disposent en rosettes— véritables berceaux pour les Insectes qu'elles abritent. On trouve notamment cette disposition

chez *Salix repens*, le petit saule argenté qui vit dans les dunes. Parfois même, il naît sur les feuilles de petites boîtes habitées par les Insectes. *(Cecidomyia bursaria)*.

Ces faits d'adaptation du parasité aux besoins du parasite ne sont pas isolés et il serait facile d'en citer bien d'autres. Ainsi, par exemple, la production de matière nutritive dans les galles habitées par certains Insectes ; mais il semble que cet avantage ait pour but de localiser le parasite dans une région déterminée de la plante, et nous en reparlerons donc à propos des moyens de défense.

Dans le monde social, il arrive si fréquemment que les parasites contraignent leurs victimes à leur rendre des services qu'il n'est pas nécessaire de multiplier les exemples.

Les classes travailleuses, surtout dans les civilisations inférieures, subissent la domination des parasites propriétaires et politiques, avec une résignation telle, que ces derniers n'hésitent pas à leur imposer la garde de leurs propriétés et la défense de leurs privilèges.

Dans son célèbre mémoire sur les prêts d'argent, Turgot constate que le peuple a de la reconnaissance plutôt que de la haine pour les prêteurs à la petite semaine qui lui font crédit à des conditions exorbitantes. « Je me souviens, dit-il, d'avoir été à la Tournelle, rapporteur d'un procès criminel pour faits d'usure. Jamais je n'ai été tant sollicité que je le fus pour le malheureux accusé, et je fus très surpris de voir que ceux qui me sollicitaient avec tant d'instances, étaient ceux-là mêmes qui avaient essuyé les usures qui faisaient l'objet du procès. »

MM. Picot et L. Bridel, lors de l'enquête sur la prostitution qu'ils ont faite à Genève en 1888, ont eu l'occasion de constater des dispositions analogues chez les pensionnaires des maisons de tolérances. « La femme qui s'est laissée prendre est incapable de réagir ; isolée, transplantée dans une région inconnue, retenue par les dettes, elle finit par se croire dans une situation presque normale et même par acquérir un certain sentiment de devoir professionnel qui lui interdit de manquer aux engagements qu'elle a contractés vis-à-vis de ceux qui l'exploitent ». Faut-il s'étonner dès lors de la coutume, usitée dans la plupart des maisons, qui impose à ces malheureuses l'obligation de rendre quantité de menus services au tenancier ou à la tenancière et de leur offrir, à certains jours, des cadeaux obligatoires.

En somme donc, la capacité de réagir s'affaiblit à mesure que l'on se rapproche des bas-fonds sociaux ; la passivité et le servilisme augmentent, et il nous faudra remonter vers les couches supérieures des sociétés humaines pour trouver des moyens de défense, de plus en plus énergiques et efficaces contre l'exploitation des parasites.

§ 3. Développement des moyens de défense contre les parasites.

Les moyens de défense contre le parasitisme peuvent se diviser en deux groupes : les *moyens répressifs* qui ont pour but de détruire les parasites, de les expulser ou de les mettre dans l'impossibilité de nuire ; les *moyens préventifs* qui tendent, soit à interdire au parasite l'accès de l'organisme ou de la communauté qu'ils menacent, soit à augmenter leur force de résistance contre ces attaques.

I. Moyens répressifs. — Pour réprimer le parasitisme on peut avoir recours aux moyens suivants : *destruction pure et simple des parasites ; expulsion ; incarcération ; localisation dans une région déterminée, moyennant certains avantages ; transformation des parasites en non-parasites*

A. Destruction des parasites. — Ce moyen d'action a été surtout étudié dans les infections microbiennes. L'immunité contre les bactéries pathogènes repose dans un grand nombre de cas sur la destruction des bactéries par l'organisme parasité, c'est-à-dire, par certaines cellules, les globules blancs du sang, qui sont spécialement adaptés à cette fonction. On peut même faire l'éducation d'un organisme à ce point de vue, la vaccination ayant pour effet d'augmenter l'aptitude des leucocytes à absorber les microbes.

Dans les sociétés animales, on recourt fréquemment ainsi à la destruction des parasites sociaux : chez les Abeilles, après la fécondation de la reine, les neutres massacrent les mâles, devenus désormais inutiles ; et, d'autre part, les sentinelles postées aux alentours des ruches pourchassent et mettent à mort les abeilles étrangères qui essaient de s'y glisser.

De même, dans les sociétés humaines, on exécute les grands criminels, et, en cas de révolution, il arrive que l'on supprime un certain nombre de parasites. Cependant il n'est pas douteux qu'avec les progrès de la civilisation, ce moyen de défense, de même que les autres moyens répressifs, tendent à faire place aux moyens préventifs. Il suffit, pour s'en convaincre, de comparer le droit pénal actuel aux lois de l'ancien régime et des communautés moins avancées que les nôtres, où l'on commine la peine de mort contre les délits les plus insignifiants.

C. Expulsion des parasites. — L'emploi de ce moyen de défense ne se rencontre guère chez les animaux, qui semblent à peine sensibles aux parasites qui les infectent. Il arrive cependant que les actions réflexes de l'organisme suppléent à l'absence de l'intervention consciente. C'est ainsi que le pus contient des globules blancs qui englobent les microbes et les expulsent en même temps qu'eux. Dendy pense que la perte du sac viscéral, qui se produit parfois chez les Comatules, sans que l'animal meure, a pour effet de le débarrasser des parasites qui le rongent. Il y aurait donc, dans ce cas, autotomie protectrice.

Chez l'homme, nous rencontrons quantité de moyens pour expulser les parasites. Bornons-nous à citer les vermifuges et les tæniafuges.

A l'égard des parasites sociaux, on recourt à l'expulsion dans un grand nombre de cas : les administrations de la sûreté publique ont été spécialement instituées dans certains pays pour assurer le renvoi à la frontière des individus dangereux. L'Angleterre, la France, d'autres peuples encore, se débarrassent de la plupart de leurs criminels par la déportation. Quantité de gouvernements ont chassé de leur territoire les ordres religieux qu'ils considéraient comme inutiles ou nuisibles. Enfin, dans le même ordre d'idées, l'*Act* voté aux États-Unis, en 1882, prescrit le renvoi dans leurs pays d'origine, des condamnés, des fous, des idiots et, en général, « de toute personne quelle qu'elle soit, incapable de veiller à elle-même sans devenir une charge publique ». C'est en exécution de cet *Act* que, pendant les années 1882 à 1889, on a renvoyé dans leurs foyers plus de huit mille émigrants (1).

(1) Revue d'Éc. pol., 1891, p. 33. — Mayo Smith. La politique des États-Unis relative à l'émigration.

C. *Incarcération.* — Ce moyen de défense n'existe pas seulement en matière sociale. Chez certains animaux, tels que la Gerbille et le Spermophile, petits rongeurs dont l'un habite l'Algérie et l'autre la Russie méridionale, on constate que les bacilles de la tuberculose sont bientôt englobés par les cellules. Celles-ci secrètent autour du microbe une coque dure, à l'intérieur de laquelle il finit par se désorganiser. Cette incarcération est plus complète chez la Gerbille que chez le Spermophile, et à cette incarcération plus efficace correspond une immunité plus complète : il n'est donc pas douteux que ce soit dans un but de protection que l'organisme emprisonne le parasite dans de véritables oubliettes.

On observe également que les Trichines, que l'on trouve pelotonnées sur elles-mêmes dans les muscles, sont toujours entourées d'un kyste à paroi résistante, d'où le Ver ne peut plus s'échapper. Seulement, ce kyste est secrété en partie par l'hôte et en partie par le parasite. Il semble donc qu'il y ait là, en même temps qu'un acte de défense du parasité, un acte de protection de la part du parasite.

D. Localisation du parasite. — Il arrive parfois que le parasité, incapable de se débarrasser des parasites, s'efforce en quelque sorte de faire la part du feu, de limiter leurs ravages et de les localiser dans un endroit où ils se trouvent assez bien pour n'être pas tentés d'en sortir. C'est, pour ainsi dire, un *modus vivendi* entre le parasite et son hôte.

Nous avons déjà dit qu'un grand nombre de plantes présentent des proliférations cellulaires, auxquelles on donne le nom de galles, et qui ressemblent souvent à des fruits. Ces amas de cellules se forment autour d'un œuf déposé dans la plante par un Insecte. Au moment de son éclosion, la jeune larve se trouve donc au centre de la galle, dans une loge dont les parois sont formées de jeunes cellules à membrane tendre, et à contenu très nutritif. Il est à remarquer que cette accumulation de matières nutritives, et spécialement de matières albuminoïdes, n'a pas d'autre raison d'être que la présence de la larve. Ce n'est pas de la substance que la plante met en réserve pour elle-même, mais uniquement de la nourriture destinée au parasite. Celui-ci trouve donc, dans son voisinage immédiat, tout ce qui lui est nécessaire pour son développement et

n'éprouve par conséquent pas le besoin de se déplacer et de s'attaquer à d'autres régions de la plante. La galle produite sur *Hieracium umbellatum* par *Aulax hieracii* est des plus démonstratives à cet égard.

N'est-ce pas à un procédé tout à fait analogue que le Dr Mireur proposait de recourir, quand il préconisait la création de syphilicomes, où l'on s'abstiendrait de séquestrer les prostituées malades, mais où on les traiterait si bien qu'elles n'auraient pas la tentation d'en sortir pour exercer leur métier et répandre la contagion.

En matière sociale, la limitation des ravages causés par le parasitisme fait parfois l'objet d'un véritable contrat entre les parasites et leurs victimes. Dans les pays à brigands, en Hongrie par exemple, les habitants achètent leur tranquillité en s'engageant à des prestations en espèces ou en nature. De même, pendant l'époque impériale, les fonctionnaires Romains vendaient aux provinciaux des exemptions d'impôts et autres immunités moyennant paiement d'une somme fixe (1).

E. *Transformation des parasites en non-parasites.* — Ce moyen de défense n'est possible qu'à l'égard des parasites sociaux, et encore faut-il que l'on n'ait pas affaire à des dégénérés.

Tout au plus pourrait-on dire, jusqu'à un certain point, que la vaccination produit des résultats analogues, lorsqu'elle n'a pour effet de détruire les bactéries, mais seulement de les rendre inoffensives. Quand on vaccine un cobaye contre la diphtérie, l'immunisation a pour résultat de transformer les bactéries parasites en bactéries non parasites, puisqu'elles n'ont plus aucune prise sur l'animal immunisé. Seulement, il va sans dire que le microbe n'est pas transformé en lui-même et qu'il conserve ses propriétés nocives à l'égard des individus non immunisés.

Pour ce qui est des parasites sociaux, on recourt à deux sortes de moyens pour les transformer en non-parasites : l'action morale, qui n'exerce guère d'influence sur les adultes, et l'ensemble des mesures, législatives ou autres, qui ont pour but d'enlever aux parasites leurs moyens d'exploitation ou bien de les mettre dans l'impossibilité de les employer.

(1) Spencer. Principes de sociologie, t. III, p. 34.

C'est à cette seconde catégorie qu'appartiennent les lois et règlements contre l'usure, la prostitution, les différentes variétés du vol, ainsi que les lois qui suppriment des privilèges héréditaires ou des fonctions devenues parasites.

Nous atteignons ainsi la frontière entre les moyens répressif et les moyens préventifs, auxquels sont consacrés les dernières pages de ce chapitre.

II. Moyens préventifs. — Les mesures préventives contre le parasitisme ont pour but, soit d'augmenter la force de résistance d'un organisme ou d'un groupe social, soit d'en interdire l'accès aux parasites du dehors.

I. A l'égard des parasites du dehors, bornons-nous à citer les précautions hygiéniques que l'on prend en temps d'épidémie, et notamment la désinfection ou la filtration de l'eau.

L'induration du corps chez les Insectes et les Crustacés constitue probablement un moyen de défense contre les parasites ; mais chez les uns et les autres, les parasites s'installent sur la région membraneuse qui s'étend entre deux segments voisins et qui est indispensable pour assurer la mobilité de ceux-ci.

Les moyens préventifs prennent un caractère qui fait songer à un véritable contrat, dans certaines associations qui se forment entre plantes et Fourmis. Il existe dans les forêts de l'Amérique Méridionales, de grosses Fourmis, les Oecodomes, qui s'attaquent aux arbres, en découpent les feuilles et les transportent dans leurs fourmilières, où elles les entassent pour former de véritables couches à champignons, dont elles se nourrissent. Pour se prémunir contre les attaques de ces Oecodomes, les plantes s'associent avec d'autres Fourmis, qui se constituent leurs gardes du corps et reçoivent en échange le logement et une partie de leur nourriture.

C'est à peu près ce qui se passe dans les oasis tunisiennes, dont les propriétaires paient, sous forme d'impôts, l'entretien de la garnison française qui les défend contre les attaques des tribus pillardes du Sahara.

Il faut également ranger parmi les mesures préventives contre l'accès des parasites sociaux, les lois américaines qui interdisent le

débarquement des gens sans aveu, de même que cet article du Code civil monténégrin, dirigé contre les accapareurs de terres, et qui interdit aux étrangers de posséder, à moins d'une autorisation spéciale du prince, la moindre parcelle du sol sur le territoire du Monténégro.

II. Le type des moyens de défense qui ont pour but d'augmenter la force de résistance d'un organisme, c'est la *vaccination*. Elle rend, en effet, l'organisme capable, soit de détruire les microbes pathogènes, soit de les réduire à l'impuissance en détruisant les poisons qu'ils sécrètent.

En ce qui concerne les groupes sociaux, nous citerons comme les meilleurs des moyens préventifs, la *suppression des privilèges héréditaires* et le *développement de l'association sous toutes ses formes*.

Dans la plupart des cas, la cause du parasitisme social réside dans les coutumes, les mœurs et les lois qui rendent les professions ou les fonctions héréditaires. Il est vrai que l'hérédité des privilèges joue dans nos sociétés modernes un rôle de plus en plus restreint. Néanmoins, on en constate tous les jours les détestables effets en ce qui concerne les parasites propriétaires, avec le cortège d'usuriers, de budgétivores, de prostituées et de malfaiteurs, qu'ils engendrent et traînent à leur suite.

C'est pour résister à leur exploitation, ou préparer la suppression de leurs privilèges, que l'association s'impose comme nécessité inéluctable. Partout où il existe de la solidarité entre les travailleurs, le parasitisme devient impossible. Les sociétés de crédit, fondées en Allemagne par Raiffeisen, en Italie par M. Wollenborg, ont fait disparaître l'usure dans tous les villages où elles ont pris racine. Les *Building Societies* empêchent les spéculateurs de faire des bénéfices exorbitants en créant des maisons ouvrières. Les grandes associations coopératives sont la plus efficace des garanties contre le parasitisme des intermédiaires, onéreux et inutiles, qui pullulent dans toutes les branches du petit commerce. Les communautés de famille chez les Slaves du Sud, le mir des paysans russes, les Almen des cantons suisses, en un mot, toutes les formes du collectivisme agraire présentent, à côté de beaucoup d'inconvénients, cet

inappréciable avantage d'entraver l'accaparement du sol et le parasitisme qui en résulte.

Il n'est pas douteux que ce soit dans cette voie qu'il faille s'engager, si l'on veut combattre efficacement la propagation des parasites. Ceux-ci se feraient de plus en plus rares, à mesure que la solidarité sociale augmentera et que l'on verra disparaître, selon le vœu de St Simon, l'hérédité des privilèges, qui rend possible l'exploitation de l'homme par l'homme.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Dans cette étude, qui traite du parasitisme à un point de vue tout à fait général, nous avons été amenés à classer sous la même rubrique — parasitisme organique — l'emprunt de la nourriture, l'emprunt de la force et l'emprunt de la livrée.

Sous l'une ou l'autre de ces trois formes, le parasitisme est toujours un phénomène dérivé qui entraîne une double série de modifications, chez les parasites et chez les parasités.

Chez les parasites : disparition graduelle des organes inactifs ; production de dispositifs propres à faciliter l'exploitation ; transformation des moyens de reproduction, dans le but d'amener les parasites auprès des êtres qu'ils exploitent.

Chez les parasités, on constate aussi des modifications : ils sont toujours placés, par le fait du parasitisme, dans des conditions d'existence défavorables ; aussi la plupart d'entre eux se défendent-ils, plus ou moins efficacement, contre les attaques des parasites ; dans certains cas cependant, leur hôte les contraint à lui rendre des services.

Ces conclusions s'appliquent également au parasitisme social, sauf en ce qui concerne les moyens de reproduction. Nous avons vu en effet que, chez les parasites sociaux, il n'y a pas transmission héréditaire du parasitisme. Les phénomènes de reproduction ne jouent qu'un rôle secondaire dans le maintien des diverses variétés de parasites. Le rôle prépondérant en cette matière appartient à l'imitation.

Cela suffit à expliquer pourquoi le parasitisme social n'entraîne pas des modifications aussi profondes que le parasitisme organique : on ne naît pas parasite social, on le devient, et nous savons qu'un caractère acquis n'est pas transmissible. Néanmoins, ces modifications s'opèrent dans la même direction : la société parasitée s'affaiblit, le parasite dégénère.

Si l'organisation sociale est défectueuse, les parasites se multiplient et finissent par entraîner la perte de la société qu'ils exploitent. Par contre, si la société offre une force de résistance suffisante, les individus ou les classes qui deviennent parasites, ne tardent pas à être éliminés.

Bruxelles, 15 Janvier 1893.

OUVRAGES CONSULTÉS :

Nous n'indiquons plus ici les ouvrages déjà cités dans le texte.

A. De Bary. — Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig. Engelmann, 1884.

L. Dollo. — La vie au sein des mers. *Bibliothèque scientifique contemporaine.* Paris, 1891.

L. Dollo. — Conférences faites à l'Institut Solvay en 1890-91. (Inédit).

A. Giard. — La castration parasitaire. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1887 ; 1888 ; 1889.

K. Goebel. — Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg. Elwert, 1889 et 1891.

E. Metchnikoff. — Leçons sur la pathogénie comparée de l'inflammation. *Bibliothèque des Annales de l'Institut Pasteur.* Paris, 1892

E. Metchnikoff. — Études sur l'immunité. *Annales de l'Institut Pasteur.* Paris, 1889 à 1892.

Schaeffle.— Bau und Leben des socialen Körpers. Tübingen, Laupp, 1881.

Tarde. — Les lois de l'imitation. Paris, Alcan, 1890.

Tarde. — Études pénales et sociales. Paris, Masson 1892.

P.-J. van Beneden. — Commensaux et parasites. *Bibliothèque scientifique internationale.* Paris, 1883.

A.-R Wallace. — Darwinism. Londres, Mac-Millan, 1890.

TABLE DES MATIÈRES.

Pages.

CHAPITRE I. — FORMES DIVERSES DU PARASITISME..... 227

Section I. — Parasitisme organique..... 229

§ 1. Parasitisme de nutrition..... 229

§ 2. Parasitisme par emprunt de la force..... 232

§ 3. Parasitisme par emprunt de la livrée..... 233

Section II. — Parasitisme social..... 237

§ 1. Différence entre le parasitisme organique et le parasitisme social..... 237

§ 2. Parasitisme par emprunt des moyens d'existence..... 239

§ 3. Parasitisme par emprunt de la force..... 244

§ 4. Parasitisme par emprunt de la livrée..... 245

CHAPITRE II. — ÉVOLUTION DU PARASITISME..... 247

Section I. — Parasitisme organique..... 248

§ 1. Évolution du parasitisme chez les végétaux..... 248

I. Parasitisme holophytique..... 248

II. Parasitisme saprophytique..... 251

§ 2. Évolution du parasitisme chez les animaux..... 252

I. Parasitisme prédateur..... 252

II. Parasitisme mutualiste..... 253

Section II. — Parasitisme social..... 254

§ 1. Évolution du parasitisme dans les groupes sociaux qui empruntent directement leur subsistance à la nature..... 255

§ 2. Évolution du parasitisme prédateur..... 257

§ 3. Évolution du parasitisme mutualiste..... 259

I. Industries manufacturières..... 259

II. Services personnels..... 260

III. Fonctions publiques..... 262

§ 4. Résumé et Conclusions..... 265

Pages.

CHAPITRE III. — INFLUENCE DE LA VIE PARASITAIRE SUR LE PARASITE 266

§ 1. Atrophie des organes inutiles 266

§ 2. Développement de dispositifs nouveaux 267

I. Adaptations secondaires 268

II. Moyens d'attaque 270

A. Parasitisme organique 270

B. Parasitisme social 272

§ 3. Transformation des moyens de reproduction 273

I. Parasitisme organique 273

A. Moyens employés par le parasite pour donner naissance aux éléments reproducteurs 274

B. Moyens employés pour favoriser la sortie des éléments reproducteurs 275

C. Moyens employés pour que les jeunes parasites puissent trouver un hôte 275

II. Parasitisme social 278

CHAPITRE IV. — INFLUENCE DU PARASITISME SUR LE PARASITÉ. 280

§ 1. Affaiblissement du parasité 281

§ 2. Services rendus au parasite par le parasité 282

§ 3. Développement des moyens de défense 285

I. Moyens répressifs 285

A. Destruction des parasites 285

B. Expulsion 286

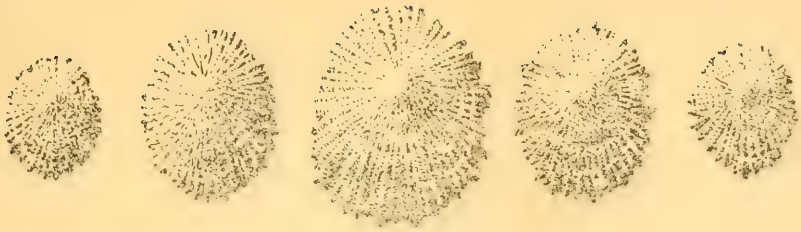
C. Incarcération 287

D. Localisation 287

E. Transformation des parasites en non-parasites ... 288

II. Moyens préventifs 289

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 291



LE *CORPS VITELLIN DE BALBIANI* ET LES ÉLÉMENTS DE LA CELLULE DES MÉTAZOAIRES QUI CORRESPONDENT AU *MACRONUCLEUS* DES INFUSOIRES CILIÉS,

PAR

CHARLES JULIN,

Chargé de Cours à l'Université de Liège.

Publié sous les auspices de la fondation scientifique ÉLIZABETH THOMPSON.

I.

Dans une publication toute récente (**23**) (1), M. Henneguy nous fait connaître les résultats des recherches qu'il a entreprises sur le *corps vitellin de* Balbiani chez des vertébrés appartenant aux différentes classes (mammifères, oiseaux, reptiles, amphibiens, téléostéens et plagiostomes).

L'auteur croit pouvoir tirer, des faits et des considérations exposés dans son travail, les conclusions suivantes :

« Le corps vitellin de Balbiani (noyau vitellin, vésicule embryogène, vésicule de Balbiani), est un élément figuré de l'œuf qui peut s'observer chez des animaux appartenant à toutes les classes du

(1) Les chiffres en caractères gras renvoient à l'Index bibliographique, page 341.

règne animal et dont l'existence est à peu près constante dans une espèce donnée.

» Sa constitution, bien que présentant d'assez nombreuses variations, consiste en un corps central entouré d'une zone de protoplasma plus ou moins modifié, ce qui donne à l'ensemble l'apparence d'un élément cellulaire.

» Il n'apparaît que lorsque l'ovule primordial a cessé de se multiplier et commence à s'accroître.

» Il provient de la vésicule germinative et paraît être constitué par de la substance nucléolaire, dont il partage les réactions vis à vis des matières colorantes.

» Il disparaît en général de bonne heure chez les vertébrés, alors que l'œuf est encore peu développé, mais chez certains invertébrés, il peut persister dans l'œuf mûr et se retrouver même chez l'embryon.

» C'est un organe ancestral qui, avec les éléments nucléolaires de la vésicule germinative, correspond au macronucleus des Infusoires, le micronucleus étant représenté par le réseau chromatique, prenant seul part aux phénomènes de fécondation ».

M. Henneguy ajoute en note : « M. Julin, d'après ses recherches sur l'œuf des Ascidies est arrivé, d'une façon tout à fait indépendante, à une manière de voir identique à celle que je viens de formuler. Bien que son travail n'ait pas encore paru, et que le sujet de ses observations soit différent de celui des miennes, je tiens à indiquer ici ses conclusions, puisqu'elles viennent corroborer mon hypothèse ».

D'après cette note on serait tenté de croire que dans les recherches auxquelles M. Henneguy fait allusion, j'ai rencontré normalement dans l'œuf des Ascidies, soit le corps vitellin de Balbiani, soit un élément que je considère comme ayant la même valeur morphologique que lui. Il y a là, de la part de M. Henneguy une confusion, qui s'explique aisément si l'on songe que c'est dans une simple conversation (1) que j'ai eu le plaisir d'exposer à mon collègue de Paris, quelques-uns des résultats auxquels m'ont conduit mes études

(1) Cette conversation a été tenue, aux Pâques dernières (1892), au Laboratoire de zoologie maritime de Wimereux, où j'étais venu compléter mes recherches sur la spermatogenèse de cette Ascidie.

comparatives sur l'ovogenèse et la spermatogenèse d'une Ascidie simple, *Styelopsis grossularia* (1).

En réalité, chez l'Ascidie en question il n'existe dans l'œuf aucun élément quelque peu constant et persistant, que je puisse identifier au corps vitellin de BALBIANI. Mais le *nucléole vrai*, pendant la période de maturation de l'ovogonie, se comporte de telle sorte que je crois pouvoir le considérer, tout au moins au point de vue physiologique, comme correspondant *au macronucleus du Cilié de la dernière génération agame du cycle, destiné à entrer en conjugaison.*

L'occasion se présentant de faire connaître ce que je pense relativement à la signification du corps vitellin de BALBIANI, j'exposerai, en même temps, dans cette notice, mes idées personnelles sur les éléments qui, chez les Métazoaires, correspondent au macronucleus des Infusoires ciliés.

Mais auparavant, je désire me livrer à un examen critique des conclusions que M. HENNEGUY a cru pouvoir tirer des faits exposés dans son travail :

1. Un mot d'abord concernant la méthode dont s'est servi M. HENNEGUY. Après l'emploi du liquide de FLEMMING comme agent fixateur, il a coloré ses coupes soit par la safranine, soit par l'hématoxyline, soit simultanément par le violet de gentiane et l'éosine. Il est regrettable que M. HENNEGUY n'ait pas utilisé la méthode de la triple coloration (safranine, violet de gentiane et orange), signalée dès 1891 par M. FLEMMING (14) et qui établit un contraste si net entre la chromatine d'une part, les nucléoles et le corpuscule central (centrosome) d'autre part.

Cette méthode, dont je me suis servi concurremment avec d'autres méthodes, m'a donné d'excellents résultats. La chromatine se colore en violet ou en rouge-pourpre, suivant que la gentiane a agi plus ou moins longtemps, tandis que les nucléoles vrais (paranucléine) et les centrosomes prennent une teinte rouge-brunâtre pâle ou rougeâtre pâle, selon que l'on a prolongé plus ou moins l'action de l'orange.

C'est d'ailleurs cette méthode qui a été employée pour la prépa-

(1) Les conclusions générales de ces études étaient en voie de publication dans le tome XXV du *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique* (35), lorsque j'ai reçu le travail de M. HENNEGUY, le 21 février 1893.

ration des coupes d'ovaire de lapine, dont parle M. Henneguy (23 p. 35) et qui lui ont été communiquées par M. van Beneden.

Néanmoins, M. Henneguy a constaté entre le corps vitellin de Balbiani et la chromatine des différences de coloration, qui lui permettent, à juste titre, de considérer la substance colorable du corps vitellin comme de la substance nucléolaire (pyrénine ou paranucléine).

2. Il n'est pas sans intérêt de faire ressortir que le corps vitellin de Balbiani est un organe très peu constant d'une espèce à une espèce voisine, tandis que, dans la même espèce, comme le dit M. Henneguy, son existence est à peu près constante.

En outre, il disparaît plus ou moins rapidement. C'est ainsi que chez les vertébrés sa disparition est très précoce, en général, sauf dans les œufs de la grenouille et de certains poissons osseux, où il persiste plus longtemps. Chez certains invertébrés même on pourrait, semble-t-il, le poursuivre jusque chez l'embryon.

3. Si l'on compare les caractères que présente le noyau vitellin dans les diverses espèces étudiées par l'auteur, on arrive à cette conclusion certaine qu'il s'agit d'un élément en voie de dégénérescence plus ou moins lente.

4. M. Henneguy conclut que le noyau vitellin de Balbiani dérive de la vésicule germinative. « C'est très probablement, dit-il, une partie de la tache germinative ou une tache germinative entière, qui sort de la vésicule pour pénétrer dans le vitellus ». A mon avis, les observations sur lesquelles l'auteur fonde cette manière de voir, ne me paraissent nullement autoriser pareille conclusion. Les voici : « Parmi les Téléostéens que j'ai examinés, le Syngnathe (*Syngnathus acutus*) est celui qui m'a donné les faits les plus intéressants. Les ovules primordiaux de ce Poisson ne sont constitués que par une petite masse protoplasmique homogène, munie d'un noyau assez volumineux et renfermant un réseau chromatique bien développé. Dans les ovules un peu plus avancés, le noyau a changé d'aspect ; la membrane nucléaire est tapissée par un grand nombre de *taches germinatives* (1) ; le centre du noyau est occupé par une *petite masse*

(1) Ces mots ne sont pas soulignés par l'auteur.

finement granuleuse et teintée en rose par la safranine (1), tandis que le reste du contenu demeure incolore. Le protoplasme ovulaire est également faiblement coloré et renferme un corpuscule arrondi, réfringent comme les taches germinatives et retenant la safranine avec la même intensité que ces dernières.....

« En examinant un très grand nombre d'ovules de Syngnathe, j'ai pu trouver toutes les phases de transition entre les quatre stades que je viens de décrire, l'absence du corps réfringent dans le vitellus, la présence du corps réfringent, sa résolution en granulations et sa transformation en corps vitellin. On voit, en effet, un certain nombre de très jeunes ovules dans lesquels le réseau chromatique du noyau a en grande partie disparu et se trouve pour ainsi dire rétracté sur la paroi interne de la membrane nucléaire, sous forme de petits points fortement colorés. Dans des ovules un peu plus gros, il existe immédiatement au contact de la vésicule germinative, accolé à sa surface externe, un corpuscule réfringent aplati, ayant le même aspect que les grains chromatiques tapissant la face interne de la vésicule germinative, et *qui deviendront plus tard les taches germinatives* (2) ».

Disons tout d'abord que les *taches germinatives* de l'œuf du Syngnathe ne sont nullement des nucléoles vrais, consistant en paranucléine, ainsi que semble l'admettre M. Henneguy, mais des éléments de la charpente chromatique. Cette conclusion je la déduis : 1° des réactions michrochimiques qu'offrent ces éléments ; 2° de la comparaison de ces taches germinatives avec celles des œufs ovariens des Amphibiens, que M. O. Hertwig (**28** p. 43) a démontré n'être pas de vrais nucléoles, c'est-à-dire n'être pas formés de paranucléine ; 3° enfin, de la comparaison de ces éléments avec ce que j'ai observé dans l'ovogonie en voie d'accroissement chez les Ascidiens. Le *nucléole vrai* de l'œuf du Syngnathe est cette *petite masse finement granuleuse et teintée en rose par la safranine*, dont parle M. Henneguy et qui se trouve représentée dans ses fig. 23, 24 et 28.

D'autre part, rien dans la description de M. Henneguy ne l'autorise à affirmer que le corps vitellin de Balbiani soit une tache germinative qui sort de la vésicule germinative pour pénétrer dans le

(1) Même observation.

(2) Même observation.

vitellus. Dans l'ovogonie la plus jeune qu'il figure (fig. 21), le corps vitellin se trouve *en dehors* de la vésicule germinative, accolé à la paroi externe de la membrane nucléaire, alors que la charpente chromatique de la vésicule germinative consiste encore en un réseau, et ne montre pas de taches germinatives. Quant aux jeunes ovules que l'auteur représente dans sa fig. 20, et qui sont dépourvus de corps vitellin, ce ne sont pas des ovogonies, mais des ovules primordiaux, ou plus exactement des cellules germinatives de la période de multiplication. Rien d'étonnant donc à ce qu'ils ne montrent pas de corps vitellin, *ce dernier n'apparaissant et ne pouvant apparaître, comme je le montrerai, qu'après l'achèvement de la période de multiplication, c'est-à-dire au début de la période d'accroissement.*

Pour ma part, en examinant surtout la fig. 7 de M. Henneguy, qui représente un fragment de coupe de l'ovaire du chat nouveau-né, et en la comparant avec les autres figures du mémoire de l'auteur, ainsi qu'avec la description qu'il nous donne du corps vitellin dans les jeunes ovogonies de la lapine traitées par la méthode de la triple coloration de Flemming, je n'hésite nullement à conclure que *le corps vitellin de* Balbiani *n'est autre chose que l'un des deux centrosomes de la cellule germinative mère de l'ovogonie, celui qui a provoqué la formation de l'ovogonie.* J'y reviendrai plus loin.

5. Il me reste à examiner la dernière conclusion de M. Henneguy, savoir : le corps vitellin de Balbiani « est un organe ancestral qui, avec les éléments nucléolaires de la vésicule germinative, correspond au macronucleus des Infusoires, le micronucleus étant représenté par le réseau chromatique, prenant seul part aux phénomènes de fécondation ».

Tout en faisant les réserves les plus expresses au sujet de la nature vraiment nucléolaire des soi-disant nucléoles (taches germinatives), je dirai que cette proposition, telle qu'elle est formulée par M. Henneguy, sous cette forme concise, est conforme à mes propres vues sur cette question, quoique, comme on le verra plus loin, les observations et les arguments sur lesquels je m'appuie pour la défendre, ne soient pas dans leur ensemble les mêmes que ceux de M. Henneguy et que je m'écarte beaucoup de sa manière de voir, sur bon nombre de points importants. Pour permettre au lecteur d'en

juger et afin de m'éviter une discussion fastidieuse, je reproduirai ici les considérations que fait valoir l'auteur à l'appui de sa proposition.

Rappelant d'abord les belles recherches entreprises par MM. GRUBER (**19, 20**), NUSSBAUM (**40, 41**) et BALBIANI (**1, 2**) sur le rôle du noyau chez les Infusoires, M. HENNEGUY conclut que le macronucleus tient sous sa dépendance les phénomènes de la vie organique de l'Infusoire, tandis que le micronucleus intervient pendant la conjugaison, véritable reproduction sexuelle, et mérite ainsi le nom de *noyau sexuel,* que lui a donné M. BÜTSCHLI (**9**).

« Dans les cellules qui constituent les différents tissus des animaux et des végétaux, il n'existe qu'un seul élément nucléaire, le noyau, qui régit à la fois les phénomènes vitaux de la cellule, et les phénomènes reproducteurs, lesquels ont toujours lieu par division ou gemmation, c'est-à-dire par voie non sexuelle. Ce noyau renferme deux sortes d'éléments figurés bien distincts, le réseau chromatique formé de microsomes et les nucléoles. Ceux-ci ont été considérés comme des matériaux de réserve pour le noyau (STRASBURGER, CARNOY), mais leur rôle dans la physiologie de la cellule est encore inconnu. Ils ne paraissent pas prendre une part active à la cytodiérèse et cessent d'être visibles quand se prépare la division indirecte du noyau. Dans la vésicule germinative de l'œuf des animaux, il existe toujours un ou plusieurs gros nucléoles, situés à la périphérie de la vésicule, plus rapprochés par conséquent du protoplasma ovulaire que le réseau chromatique qui occupe généralement le centre du noyau, surtout dans les ovules voisins de la maturité. Ces taches germinatives disparaissent quand la vésicule germinative se transforme en globules polaires et en noyau femelle; elles sont résorbées soit dans la vésicule germinative, soit dans le vitellus après y avoir pénétré lorsque la membrane de la vésicule germinative a disparu.

» Si, avec la plupart des embryogénistes, on considère l'œuf comme représentant le stade protozoaire des Métazoaires, et les phénomènes de la fécondation comme correspondant aux phénomènes de conjugaison des Infusoires, on doit se demander ce qui, dans l'œuf, est l'homologue du macronucleus et du micronucleus des Ciliés.

» De même que chez les Infusoires ciliés, le micronucleus intervient seul dans la conjugaison, le macronucleus disparaissant par

résoption ; de même dans la fécondation, le réseau chromatique de la vésicule germinative entre seul en jeu, les taches germinatives étant résorbées. De même que, dans les Infusoires conjugués, il y a fusion d'un micronucleus de l'un des individus avec un micronucleus provenant de l'autre individu, pour donner naissance à un nouveau noyau, qui se dédouble en macronucleus et en micronucleus ; de même dans l'œuf, le noyau femelle s'unit au noyau mâle, pour former un nouveau noyau qui jouera simultanément, dans les cellules provenant de la division de l'œuf, le rôle de macronucleus et de micronucleus (1).

» Dans les cellules ordinaires, le macronucleus représenté par le nucléole, et le micronucleus, représenté par le réseau chromatique, sont confondus dans un même élément ; il en est de même dans l'œuf. Cependant le corps reproducteur femelle se rapprochant plus du type ancestral Infusoire que les autres éléments cellulaires de l'organisme, on conçoit qu'il puisse manifester une tendance à la disjonction des deux éléments nucléaires de l'Infusoire. Cette tendance se traduit, au moment où la cellule génitale prend le caractère ovulaire et s'accroît sans se multiplier, par la sortie d'une portion de la substance nucléolaire, sous forme d'un corps vitellin de Balbiani (2). Celui-ci, tantôt continue à jouer dans le plasma ovulaire le rôle d'un macronucleus, dirige les phénomènes d'assimilation des matériaux nutritifs accumulés dans l'œuf, et devient le centre de formation du germe, ainsi que l'a constaté M. Balbiani chez beaucoup d'animaux (3) ; tantôt il n'a qu'une existence tout à fait transitoire et disparaît peu de temps après sa formation, par résorption et dégénérescence ; tantôt enfin, comme cela s'observe souvent dans l'ontogénie des animaux, il y a accélération des phénomènes embryogéniques, certaines phases de l'évolution sont supprimées : dans l'œuf, le corps vitellin, organe ancestral, n'apparaît à aucune phase de l'ovogenèse (4).

(1) Ce rapprochement que cherche à établir M. Henneguy, d'accord avec la plupart des auteurs, est inexact, ainsi que l'a prouvé à l'évidence M. Boveri (7), et comme nous le verrons plus loin.

(2) Comparer cette interprétation de M. Henneguy avec ce que je dis plus loin du noyau vitellin de Balbiani et du nucléole de l'ovogonie, pendant la période d'accroissement.

(3) Cette assertion ne me paraît nullement établie.

(4) J'avoue ne pouvoir comprendre comment un élément aussi important que le centre

» A l'appui de l'hypothèse que je viens de formuler, je rappellerai un certain nombre de faits dont quelques-uns ont déjà été signalés dans ce travail. Le macronucleus des Infusoires offre une forme et une structure très variables : chez certaines espèces il a l'aspect d'une cellule avec corps protoplasmique, noyau et nucléole (*Chilodon*, *Spirochona gemmipara*) ; le corps vitellin présente aussi des modifications nombreuses suivant les animaux : très souvent il a l'aspect d'une cellule. Chez *Rana temporaria*, le corps vitellin hypertrophié a une structure très voisine de celle du noyau de *Loxophyllum* (1).

» ..... Récemment, HÆCKER (31) a vu, dans l'œuf mûr d'une Méduse, *Aequorea Forskalea*, apparaître à côté de la vésicule germinative un corps qu'il désigne sous le nom de *métanucléole*, qu'on ne voit que lorsque la tache germinative a disparu dans la vésicule, et qui ne prend aucune part à la formation du noyau femelle et des globules polaires. Ce métanucléole, qu'on retrouve dans une des sphères de segmentation et jusqu'au stade blastuléen, ne paraît être que la tache germinative expulsée. HÆCKER rapproche ses observations de celles de METSCHNIKOFF (38), dans l'œuf de *Mitrocoma Annæ*, de BOVERI (6), dans l'œuf d'*Anthomedus Tiara*, de CHUN (11), dans l'œuf d'un Siphonophore, *Stephanophyes superba*, d'O. HERTWIG (26), dans les œufs de *Mytilus* et de *Sagitta*, de WEISMANN et ISCHIKAWA (53), dans les œufs des Daphnides, observations dans lesquelles ces auteurs ont constaté en dehors de la vésicule germinative, l'existence d'un élément nucléaire ou nucléolaire, qu'ils ont interprété différemment, mais qui ne semble être autre chose qu'un métanucléole (2).

directeur des phénomènes d'assimilation des matériaux nutritifs de l'œuf, pourrait ou n'être plus que transitoire, ou n'apparaître même plus du tout dans le cours de l'évolution de l'œuf, les organes rudimentaires n'étant jamais que des organes devenus *inutiles*. Au surplus, dans les figures données par M. HENNEGUY se trouvent représentés à l'intérieur de la vésicule germinative, le ou les nucléoles vrais, qui sont effectivement, d'après mes observations chez *Stylopsis*, les éléments directeurs des phénomènes d'assimilation du vitellus. Il règne donc ici une confusion entre des éléments qui n'ont nullement la même signification physiologique, ainsi que je le montrerai.

(1) Cette ressemblance du corps vitellin avec certains états de structure décrits pour le macronucleus de certains Infusoires, ressemblance sur laquelle insiste M. HENNEGUY, ne me paraît rien démontrer, attendu que les variations de structure du corps vitellin sont en relation avec les divers stades de la dégénérescence de cet élément.

(2) Voir plus loin l'interprétation que je donne de la plupart de ces observations. Le

» La vésicule germinative, depuis le commencement de la période de croissance de l'œuf jusqu'au moment de la fécondation, peut donc être le siège de phénomènes d'expulsion d'une partie de son contenu, sous forme d'éléments figurés, qui persistent plus ou moins longtemps dans le vitellus. Cette élimination de substance, qui porte principalement sur les nucléoles, tend à réduire le noyau de l'œuf à sa partie réticulée et chromatique et à le rapprocher du micronucleus ou noyau sexuel des Infusoires. La formation du corps vitellin représente une des phases de cette élimination ».

Il me serait aisé de rechercher jusqu'à quel point M. HENNEGUY était autorisé, en se fondant sur les *seuls faits* qu'il communique dans son travail, à déduire semblables conclusions. Je pourrais aussi aisément démontrer que la seule conclusion qu'il fût en droit d'en tirer, du moment où il n'identifiait pas le corps vitellin de BALBIANI au centrosome de l'ovogonie, c'est que ce corps est un élément paranucléinien en voie d'atrophie. Mais ma notice semblerait alors constituer une revendication de priorité, ce que je ne désire nullement, car c'est contraire à tous mes principes. On verra d'ailleurs que mes vues diffèrent suffisamment, quant au fond, de celles de mon honorable collègue de Paris.

II.

Avant d'exposer les considérations générales que je ferai valoir, dans la présente notice, concernant les éléments de la cellule des Métazoaires, que je me crois autorisé à considérer comme correspondant au macronucleus des Ciliés, il est indispensable que je rappelle d'une part, les intéressantes études de mérotomie, entreprises en ces dernières années, surtout par M. BALBIANI, et d'autre part, un certain nombre des résultats généraux de mes recherches sur l'ovogenèse et la spermatogenèse des Ascidies simples (*Styelopsis grossularia* spécialement), résultats qui m'ont conduit à émettre les présentes considérations générales.

métanucléole n'a rien à voir avec le corps vitellin de BALBIANI : c'est le nucléole vrai de l'ovogonie ayant atteint son complet accroissement.

Des belles recherches de MM. NUSSBAUM (**40, 41**), GRUBER (**19, 20**), et surtout de M. BALBIANI (**1, 2**) sur la mérotomie des Ciliés, il résulte manifestement que le ou les *micronucleus* ne jouent aucun rôle ni dans la régénération, ni dans les autres manifestations vitales du protoplasme : leur destination est d'intervenir uniquement dans les phénomènes de la conjugaison, c'est-à-dire de la reproduction sexuelle. Le micronucleus est, selon l'expression de M. BÜTSCHLI, le *noyau sexuel* du Cilié.

Par contre, la présence du *macronucleus*, en tout ou en partie, est indispensable à la régénération d'abord : il agit activement sur la faculté de régénération des parties lésées et sur la sécrétion cuticulaire servant à cicatriser la plaie. Puis, il agit, en outre, activement sur la motilité, la sensibilité, l'ingestion des aliments, la défécation, les pulsations de la vésicule contractile et, très probablement, sur la digestion et l'assimilation (VERWORN, **50, 51, 52**, HOFER, **32**).

Mais le macronucleus n'accomplit-il pas encore un rôle important dans la division fissipare des Ciliés ?

A cet égard, nous trouvons des données précieuses dans les recherches si intéressantes faites par M. BALBIANI, sur des *Stentor* en voie de fissiparité (**2**).

M. BALBIANI tire de ces études la conclusion suivante (p. 55) : « Nous voyons, dit-il, que sur un animalcule en voie de division, la division se poursuit sur les fragments de ces animalcules comme sur l'animalcule intact, que les fragments contiennent ou non le noyau (macronucleus) ou une portion du noyau. Il suffit pour cela que le fragment renferme un plasma mixte, c'est-à-dire appartenant à la fois aux deux produits de la division. Mais la séparation de ce plasma mixte en deux plasmas propres, l'un formant le rejeton antérieur, l'autre formant le rejeton postérieur, comme cela a lieu dans la division normale, ne se produit que rarement. *Le plus ordinairement il y a simple tendance à la division, et celle-ci rétrograde après être parvenue à un certain stade ; puis les deux plasmas se réunissent de nouveau en une masse commune. Cette rétrogradation de la division est la règle dans les fragments dépourvus de noyau* (1) ».

(1) Ce passage n'est pas souligné dans le mémoire original.

M. Balbiani ajoute : « On peut donner à ce fait une double interprétation, savoir :

« 1° L'impulsion à la division part du noyau (*macronucleus*) et se continue encore quelque temps après que le plasma a été soustrait à son influence ; lorsque l'impulsion est épuisée, la division s'arrête et le plasma revient à son état primitif en vertu de sa force de cohésion : donc le noyau est nécessaire pour commencer la division et la pousser jusqu'au bout ;

» 2° L'impulsion à la division a son siège dans le plasma lui-même ; mais elle est imparfaite et doit être soutenue par le noyau, dont le mode d'action sur le plasma est inconnu ; il peut être de nature dynamique ou chimique.

» Quoi qu'il en soit de ces hypothèses, dont la seconde me paraît plus probable, je n'ai vu la division des mérozoïtes s'accomplir jusqu'à la fin que dans les trois cas suivants : 1° lorsque les deux parties du mérozoïte contenaient chacune un noyau propre ; 2° quand le mérozoïte sans noyau était très petit ; 3° lorsque l'un des deux produits de division d'un mérozoïte n'avait que des proportions très minimes par rapport à l'autre et représentait une sorte de bourgeon de celui-ci ».

Comme on le voit, M. Balbiani se rallie plutôt à la seconde hypothèse, à savoir, comme il le répète p. 73, que « l'impulsion qui détermine la division du plasma dans la division fissipare, vient du plasma lui-même et non du noyau », mais que le « noyau est nécessaire pour soutenir cette impulsion et conduire la division jusqu'au bout ».

Je ne crois pas devoir me rallier à cette manière de voir et je tiens plutôt pour exacte la première hypothèse, savoir que « l'impulsion à la division part du noyau (*macronucleus*) et se continue encore quelque temps après que le plasma a été soustrait à son influence ; lorsque l'impulsion est épuisée, le plasma revient à son état primitif en vertu de sa force de cohésion ; donc le noyau est nécessaire pour commencer la division et la pousser jusqu'au bout ».

Voici sur quoi j'appuie cette manière de voir :

1. Je m'explique difficilement ce que pourrait être une impulsion

ayant son siège dans le plasma, mais qui serait imparfaite et devrait être soutenue par le macronucleus.

2. Le fait que le mérozoïte non nucléé, lorsque les parties respectives de son plasma destinées à l'édification des deux rejetons futurs sont sensiblement de même taille, continue à montrer les premières manifestations de l'étranglement, n'est pas plus étonnant que le fait de la persistance, pendant plusieurs heures, des autres phénomènes vitaux en relation manifeste, et démontrée par M. Balbiani lui-même, avec la présence du macronucleus.

3. Je vois encore un argument en faveur de cette manière de voir dans les particularités de l'expérience III de l'auteur, qui démontrent, d'après M. Balbiani lui-même (p. 57), que « les deux rejetons qui résultent de la division de l'individu primitif acquièrent leur individualité propre bien avant leur séparation complète, et que chacun d'eux est déjà sous la domination de son noyau propre avant que la division soit devenue définitive ».

4. Je vois, enfin, un nouvel argument en faveur de cette manière de voir, et en relation très intime avec le précédent, dans cette autre conclusion déduite par M. Balbiani de l'ensemble de ses observations, savoir « que le mérozoïte formé aux dépens d'un animalcule en voie de division spontanée et qui renferme du plasma mixte des deux futurs rejetons, ne suit pas la loi ordinaire de la fissiparité, c'est-à-dire ne se partage pas lui-même en deux parties égales et morphologiquement équivalentes. Il se divise comme il l'eût fait s'il était resté en place sur l'animalcule complet, c'est-à-dire qu'il forme deux masses équivalentes aux quantités des deux plasmas contenus dans le mérozoïte, et ces masses représentent respectivement la région du corps du rejeton qu'elles auraient servi à former ».

Cette dernière observation prouve manifestement, ce me semble, la passivité du protoplasme dans le phénomène de la division fissipare.

Quant à ce double fait que la division du mérozoïte non nucléé s'accomplit jusqu'au bout, soit quand il est très petit, soit quand l'un des produits de sa division n'a que des proportions très minimes par rapport à l'autre, dont il ne représente qu'une sorte de bourgeon, il

est aisé d'en trouver l'explication soit dans les conditions défavorables dans lesquelles se trouve le mérozoïte ou son rejeton minime, soit dans une action purement mécanique, résultant de ce que l'étranglement de division est très prononcé relativement à l'exiguité des masses de protoplasme qu'il sépare.

De ces observations d'ordre physiologique il me semble résulter à l'évidence que le macronucleus d'un Infusoire cilié appartenant à l'une quelconque des générations intermédiaires entre les deux termes extrêmes d'un même cycle, accomplit un double rôle : 1° Il préside à l'ensemble des fonctions (nutrition, motilité, sensibilité, régénération des parties lésées et phénomènes préparatoires à la division fissipare), qui s'accomplissent dans le cours de la vie individuelle de l'Infusoire. A défaut d'une expression plus correcte comprenant à la fois la fonction de nutrition, la motilité et la sensibilité, j'appellerai cet ensemble de fonctions auxquelles préside le macronucleus, la *fonction végétative* de cet élément ; 2° Il préside à la division fissipare, asexuelle, du corps de l'organisme, c'est ce que j'appellerai la *fonction de division* du macronucleus.

Le macronucleus d'un Cilié appartenant à l'une quelconque des générations intermédiaires entre les deux termes extrêmes d'un même cycle, mérite alors, par l'ensemble de ces deux fonctions, le nom de *noyau somatique*, que lui donne M. Boveri (7), par opposition au micronucleus, qui est le *noyau sexuel*, c'est-à-dire l'élément nucléaire actif de la reproduction sexuelle (conjugaison).

Ces données, résultats d'expériences physiologiques, sont-elles en rapport avec les observations d'ordre morphologique, que nous fournit l'étude des phénomènes intimes de la division fissipare ? C'est ce que je prouverai plus loin, en m'appuyant spécialement sur les recherches de M. R. Hertwig (30) et de M. Bergh (3).

J'arrive maintenant à l'exposé des résultats généraux, qui nous intéressent ici, et que m'ont fournis mes études sur l'ovogenèse et la spermatogenèse de *Stylopsis grossularia* (1).

(1) Les résultats que m'a fournis cette étude chez *Stylopsis* et que j'ai consignés dans mon travail récent (35), présentent de nombreuses analogies avec ceux obtenus par M. O. Hertwig chez *Ascaris megalocephala* (27). D'une façon générale, je me suis servi de la terminologie proposée par M. Boveri (7).

1. Je distingue à l'ovogenèse et à la spermatogenèse quatre périodes :

a). La première est la période de formation des cellules germinatives primordiales (*ovules primordiaux* et *cellules spermatiques primordiales*).

b). La deuxième est la période de multiplication des cellules germinatives primordiales ; elle se termine avec la formation des *ovogonies* et des *spermatogonies*. Je désigne les produits intermédiaires de la division des cellules germinatives primordiales, sous le nom de *cellules germinatives*.

c). La troisième est la période d'accroissement des ovogonies et des spermatogonies : elle conduit à la transformation des ovogonies en *ovocytes de 1er ordre* et à la transformation des spermatogonies en *spermatocytes de 1er ordre*.

d). La quatrième est la période de maturation : dans l'ovogenèse elle comprend la formation, aux dépens de l'ovocyte de 1er ordre, des *cellules polaires* et de l'*œuf mûr* ; dans la spermatogenèse, elle comprend la formation de quatre *spermatides* aux dépens du spermatocyte de 1er ordre. Il convient d'y rattacher en outre, la transformation des spermatides en *spermatozoïdes*, qui n'a pas sa correspondante dans l'ovogenèse.

2. Pendant la *période de multiplication*, les cellules germinatives, dans les deux glandes sexuelles, se multiplient plusieurs fois de suite par division mitosique. Entre deux mitoses consécutives se montre une phase de repos, pendant laquelle les cellules s'accroissent légèrement. Quand le noyau est en mitose il présente tous les caractères d'une mitose ordinaire : deux corpuscules centraux ou centrosomes occupent les deux pôles du fuseau de division ; l'étoile-mère de la plaque nucléaire consiste en quatre chromosomes primaires.

Dans les préparations obtenues par la méthode de triple coloration indiquée par Flemming, les corpuscules centraux prennent une teinte rouge-brunâtre ou rougeâtre-pâle, tandis que les chromosomes se teintent en violet ou en rouge-pourpre, ces variations étant dûes à l'action plus ou moins prolongée de l'orange et du violet de gentiane.

Quand la division mitosique est achevée et que les deux noyaux-filles commencent à se reconstituer, le centrosome disparaît et sa substance semble rentrer à l'intérieur du noyau. Bientôt, le spirem s'étant résolu en microsomes chromatiques distincts, on voit apparaître à l'intérieur du noyau au repos, contre la membrane nucléaire, un petit corpuscule, qui tranche nettement par sa coloration rougeâtre ou rouge-brunâtre-pâle sur la coloration pourpre ou violette des microsomes chromatiques. Ce corpuscule, toujours très excentriquement placé, est le nucléole vrai de la cellule. Il s'accroît progressivement au fur et à mesure que les diverses parties constitutives de la cellule s'accroissent. Par analogie avec ce qui se passe dans l'ovogonie en voie d'accroissement, comme je le dirai bientôt, je considère ce nucléole comme l'élément régulateur présidant à l'accroissement de la cellule germinative, c'est-à-dire comme un *centre végétatif* de la cellule. Dès que les premiers indices d'une nouvelle mitose se sont manifestés, le nucléole disparaît comme tel, en même temps qu'apparaît le centrosome, qui, après s'être divisé, présidera à la nouvelle division de la cellule.

La substance paranucléinienne du nucléole dérive-t-elle directement de la substance du centrosome de la cellule germinative-mère qui a passé dans la cellule-fille ? Je ne le pense pas. Mes observations me portent plutôt à croire que cette dernière se mêle d'abord avec la substance de la charpente chromatique et que ce n'est que secondairement que s'opère une élaboration nouvelle de paranucléine, dans la charpente chromatique du noyau-fille en train de revenir au repos. Mais je considère comme très probable, par contre, que le nucléole, après avoir atteint son complet volume et achevé sa fonction végétative, devient directement, en tout ou en partie, le centrosome qui, après s'être divisé, présidera à la nouvelle division du corps de la cellule.

Si ces conclusions sont exactes, il en résulterait donc que, pendant la période de multiplication, dans l'ovogenèse comme dans la spermatogenèse, à chaque génération nouvelle de cellules germinatives, il se régénérerait aux dépens d'une partie de la chromatine du noyau jeune, un élément paranucléinien, qui d'abord présiderait, comme nucléole, au développement végétatif des diverses parties constitutives de la cellule ; puis, quand ce développement serait atteint,

deviendrait, en tout ou en partie, comme centrosome, l'élément de division du corps cellulaire.

3. Quand la période de multiplication est achevée et que le noyau de la jeune ovogonie ou de la jeune spermatogonie est rentré au repos, chez *Stylopsis*, le centrosome issu de la moitié du centrosome de la cellule mère de l'ovogonie ou de la spermatogonie, disparaît aussitôt, sans que je puisse affirmer positivement, du moins en ce qui concerne l'ovogonie, s'il se résorbe dans le protoplasme cellulaire ou dans le noyau. Je suis plutôt porté à admettre la première alternative, parce que, dans des cas extrêmement rares, j'ai eu l'occasion de trouver dans le corps protoplasmique de très jeunes ovogonies au début de la période d'accroissement, et au voisinage presque immédiat de leur vésicule germinative, un très petit corpuscule paranucléinien en voie d'atrophie, que je ne puis considérer que comme le centrosome, en voie de résorption, qui a coopéré à la formation de la jeune ovogonie.

Quoi qu'il en soit, au moment où son noyau revient au repos, la jeune ovogonie ou la jeune spermatogonie est toujours généralement dépourvue de tout élément paranucléinien.

Alors commence bientôt la *période d'accroissement.*

Au début de cette période, on voit apparaître à l'intérieur de la vésicule germinative, au repos, de l'ovogonie, contre la membrane nucléaire, un petit corpuscule de paranucléine, dont la substance s'est élaborée dans la substance chromatique de la vésicule germinative. Cet élément est le *nucléole vrai.* Il s'accroît progressivement et préside, pendant toute la période d'accroissement, comme centre végétatif de la cellule, non seulement à l'accroissement et aux transformations du corps de l'ovogonie, mais aussi à l'accroissement et aux transformations nombreuses que subissent les diverses parties constitutives de la vésicule germinative.

C'est lui notamment qui constitue l'organe régulateur de la formation des éléments deutoplasmiques. C'est lui encore qui constitue l'organe régulateur des différenciations de la membrane nucléaire et des différenciations de la charpente achromatique, qui entraînent, à leur tour et successivement, la formation, aux dépens de la chromatine : du spirem, des chromosomes primaires, des chromosomes secondaires, ainsi que la séparation, et enfin la torsion et le rac-

courcissement de ces derniers. C'est encore lui, qui pendant le second temps de la période d'accroissement préside aux divers phénomènes caractéristiques de la réduction de la vésicule germinative : disparition de la membrane nucléaire, suivie de l'envahissement par le protoplasme cellulaire de la zone périphérique de l'espace nucléaire et transformations de la charpente achromatique et des chromosomes (1).

Dès que l'accroissement de l'ovogonie est atteint, le nucléole montre des signes manifestes d'altération. Il pâlit et devient très réfractaire aux matières colorantes ; il se vacuolise ; sa paroi propre anhyste se résorbe ; parfois il se fragmente et, finalement, il se résorbe complètement dans le protoplasme cellulaire.

Pendant la période d'accroissement de la spermatogonie et sa transformation en spermatocyte de 1er ordre, il s'accomplit, chez *Styelopsis*, des phénomènes semblables. Toutefois on constate certaines dissemblances. Les voici :

1° La substance du centrosome qui a provoqué la formation de la jeune spermatogonie, rentre manifestement à l'intérieur du noyau, avant l'apparition du nucléole vrai, comme cela se passe très probablement dans toute cellule ordinaire qui vient de se former par mitose ;

2° Le nucléole vrai s'accroît notablement moins que dans l'ovogonie, ce qui est en relation avec l'accroissement notablement moindre de la spermatogonie ;

3° Dans la spermatogonie, les quatre chromosomes primaires ne se divisent pas en huit chromosomes secondaires, contrairement à ce qui a lieu, par scission longitudinale, dans l'ovogonie. Cette particularité est, à mon avis, en relation directe avec les complications moindres que subit la charpente achromatique du noyau ;

4° Enfin, lors de la réduction du noyau de la spermatogonie, la membrane nucléaire et la portion périphérique de l'espace nucléaire, seules se résorbent dans le protoplasme cellulaire, comme ces éléments le font lors de la réduction de la vésicule germinative, dans l'ovogenèse. Toutefois, contrairement à ce qui se passe dans l'ovogonie, le nucléole de la spermatogonie devenue spermatocyte

(1) Pour les détails, je me bornerai à renvoyer à ma notice (35).

de 1er ordre, après avoir achevé son rôle végétatif qui consiste à présider à l'accroissement de toutes les parties constitutives de la cellule, persiste, en tout ou en partie, comme centrosome, organe qui est destiné à jouer un rôle important dans la double division de maturation, c'est-à-dire dans la formation, aux dépens du spermatocyte de 1er ordre, de quatre spermatides égales.

De ces observations sur les phénomènes qui s'accomplissent pendant la période d'accroissement, tant dans l'ovogonie que dans la spermatogonie, je ne veux, pour le moment, tirer qu'une seule conclusion : *Le nucléole de ces éléments sexuels se comporte absolument comme le fait le macronucleus du Cilié destiné à entrer en conjugaison; il joue le même rôle végétatif que ce dernier. Mais tandis que, dans l'ovogonie, devenue ovocyte de 1er ordre, il disparaît ensuite, comme le macronucleus du Cilié, par résorption dans le protoplasme cellulaire, dès qu'il a achevé ce rôle végétatif et que vont commencer les phénomènes de la reproduction sexuelle, dans la spermatogonie, devenue spermatocyte de 1er ordre, il persiste pour constituer, en tout ou en partie, le centrosome, organe présidant à la double division de maturation du spermatocyte.*

4. Pour me borner exclusivement aux faits et conclusions qui nous intéressent ici, relatifs à la *période de maturation* des produits sexuels chez *Styelopsis*, je dirai seulement que la formation et l'élimination des cellules polaires s'accomplit sans intervention de centrosome, tandis que la formation des quatre spermatides aux dépens du spermatocyte de 1er ordre s'accomplit avec intervention de centrosomes dérivant, par division, du centrosome du spermatocyte de 1er ordre, centrosome dont je viens d'indiquer l'origine.

L'œuf mûr est donc une volumineuse cellule pourvue d'un élément nucléaire (noyau ovulaire) qui contient le quart de la quantité de chromatine contenue dans l'ovocyte de 1er ordre ; il ne possède pas de centrosome. La spermatide est une cellule exiguë, pourvue d'un élément nucléaire, qui contient le quart de la chromatine contenue dans le spermatocyte de 1er ordre et pourvue, en outre, d'un centrosome, du moins à son origine.

Pendant les premières phases de la transformation de la spermatide en spermatozoïde, le centrosome de la spermatide disparaît, chez *Styelopsis*, il se résorbe très probablement dans le protoplasme cellulaire. Ensuite, le chromosome de la spermatide se désagrège en microsomes nucléiniens, dans lesquels s'élabore de la paranucléine, qui finit par s'accumuler en un corpuscule, d'abord situé à l'intérieur du noyau de la spermatide. Plus tard, ce corpuscule sort du noyau pour constituer le *centrosome spermatique* ou *spermocentre* (1), seul organe de la division de l'œuf fécondé.

5. De l'ensemble de mes observations je crois être autorisé à déduire les conclusions suivantes, en ce qui concerne le rôle que jouent dans la division cellulaire et la fécondation les diverses parties constitutives du noyau (2).

a). Dans toute cellule ordinaire d'un Métazoaire destinée à se diviser par voie mitosique, il se régénère aux dépens d'une partie de la chromatine du noyau jeune entrant au repos, un élément paranucléinien, qui d'abord préside, comme nucléole, au développement végétatif des diverses parties constitutives de la cellule ; puis, quand ce développement est atteint, il devient, en tout ou en partie, comme centrosome, l'élément de division du corps cellulaire. Généralement, quand la division est achevée, le centrosome rentre à l'intérieur du noyau, où il se résorbe. Le centrosome ne persiste généralement comme tel, pour provoquer une nouvelle division du corps de la cellule, que quand entre deux mitoses il n'existe pas de phase de repos intermédiaire, comme c'est le cas dans les deux divisions consécutives de maturation, ou bien quand cette phase de repos est tellement courte que les cellules-filles s'accroissent peu ou point, comme c'est le cas pendant les premières phases de la segmentation de l'œuf.

Le centrosome n'est donc pas, comme tel, un organe permanent de la cellule ; mais il disparaît, généralement, dès que la division

(1) Par une inadvertance que je m'explique d'autant plus difficilement que ce mot est revenu plusieurs fois sous ma plume, au lieu du mot *spermocentre* je me suis servi, dans ma notice sur l'ovogenèse, etc. (35), du mot *spermosome* comme synonyme de centrosome spermatique.

(2) Comparer ces conclusions avec les considérations générales émises par MM. R. Hertwig (29), O. Hertwig (28) et Flemming (16 et 17).

cellulaire est achevée (1). En outre, il est d'origine nucléaire et nullement d'origine cellulaire ou protoplasmique.

(1) A première vue, il paraîtra sans doute bien téméraire d'oser contester que les sphères attractives et les centrosomes soient des organes permanents de la cellule, ainsi que l'a soutenu pour la première fois M. E. VAN BENEDEN, (49) en s'appuyant sur la propriété que possèdent ces éléments de se diviser lors de la mitose. Mais il n'en est plus de même, à mon avis, si l'on examine de près quelles sont les données fondamentales sur lesquelles on se base pour soutenir cette manière de voir (M. FLEMMING, 16 et 17).

On s'appuie sur les études de MM. VAN BENEDEN (49), RABL (43), SOLGER (44, 45, 46), HERMANN (24, 25), FLEMMING (12, 13, 14), HEIDENHAIN (21), BURGER (8) et MEVES (39).

Or, comme le fait, à juste titre, remarquer M. FLEMMING (17, p. 67), les observations de MM. RABL et HERMANN (et il en est de même de celles de M. VAN BENEDEN), ne nous fournissent pas de preuve certaine, parce qu'elles se rapportent à des cellules, ou bien qui viennent de se diviser par mitose, ou bien qui se divisent par ce processus à des intervalles relativement courts.

Il reste donc les observations de MM. SOLGER, FLEMMING, HEIDENHAIN, BURGER et MEVES.

M. SOLGER a constaté dans des cellules pigmentées des couches superficielles du derme cutané de *Gasterosteus pungitius* et d'*Esox lucius*, cellules pourvues d'un ou de plusieurs noyaux, l'orientation des granulations de pigment autour d'une petite *tache claire*, qu'il considère comme une sphère attractive. Pour déduire cette conclusion, l'auteur s'appuie exclusivement sur la disposition radiée des granulations de pigment autour de la dite tache claire. Il n'a pas vu de corpuscule central dans la tache, pas plus qu'il ne nous renseigne sur la structure des noyaux, ni sur leur mode de formation, qu'il suppose être amitosique. Le seul renseignement qu'il nous donne, c'est que la tache claire est toujours unique, quel que soit le nombre des noyaux de la cellule.

Les études de M. FLEMMING sur certains leucocytes de la Salamandre sont beaucoup plus complètes. M. FLEMMING a constaté la présence d'un centrosome dans des leucocytes dont le noyau n'était pas en voie de fragmentation. Il a également trouvé une sphère attractive, pourvue d'un centrosome en relation avec le noyau, dans des leucocytes dont les noyaux étaient en fragmentation. Lors de la fragmentation du noyau, le centrosome reste indivis, mais il existe généralement une relation entre la position du centrosome et le point du noyau où se fait l'étranglement. Il semble cependant résulter d'une autre observation relatée par l'auteur (15, p. 714), que lors de la fragmentation des leucocytes, le centrosome se divise au préalable.

M. FLEMMING a, en outre, trouvé dans les cellules épithéliales du poumon, ainsi que dans l'endothélium et les cellules conjonctives du péritoine des jeunes larves de Salamandre, la présence de deux corpuscules centraux intimement unis et siégeant au voisinage immédiat du noyau au repos. Parfois, ces deux corpuscules étaient un peu écartés l'un de l'autre et déjà réunis par un fuseau achromatique rudimentaire.

M. HEIDENHAIN a signalé la présence d'une sphère attractive, pourvue d'un centrosome, dans les cellules migratrices que l'on rencontre dans la paroi intestinale de la Salamandre. Parmi ces cellules, l'auteur n'a constaté de radiations protoplasmiques autour du centrosome que dans les leucocytes multinucléés et dans quelques leucocytes uninucléés qu'il considère comme des produits de division d'éléments multinucléés.

Le nucléole, centre végétatif et le centrosome, centre de division, d'une cellule ordinaire d'un Métazoaire destinée à se multiplier par voie mitosique, représentent, à eux deux, le macronucleus d'un

M. HEIDENHAIN a encore mentionné la présence d'un centrosome et d'une sphère attractive dans des cellules de la moelle rouge des os (petites cellules et cellules géantes) chez le lapin, ainsi que dans des cellules épithéliales désquamées des alvéoles pulmonaires et dans des leucocytes uni-et multinucléés, chez l'homme.

Viennent, enfin, les observations de M. BÜRGER et celles de M. MEVES.

M. BÜRGER a décrit des sphères attractives et des centrosomes dans des cellules spéciales qui circulent librement dans le cœlome de certains Némertiens et qui ne semblent pas, dit l'auteur, se multiplier par mitose. M. MEVES a trouvé, dans les spermatogonies à noyaux arrondis de la Salamandre, à côté du noyau, un corps clair, qu'il considère comme une sphère attractive. Ce corps clair se transformerait en un grand nombre de granulations, que l'on trouverait autour des noyaux polymorphes des spermatogonies d'automne et d'hiver. Puis, au printemps, ces granulations s'accumuleraient, au moins partiellement, pour former une nouvelle sphère attractive, en même temps que le noyau polymorphe redeviendrait arrondi. Enfin, au printemps, à côté de cellules à noyaux polymorphes, on trouverait des spermatogonies, qui se diviseraient par voie amitosique, sous l'action d'une sphère attractive claire, laquelle se transformerait au préalable, en un anneau, qui provoquerait, par étranglement, la division du noyau.

Tels sont les faits sur lesquels on s'appuie pour soutenir la persistance du centrosome.

A mon avis, ces faits n'autorisent nullement semblable conclusion.

On remarquera, tout d'abord, que dans les observations de MM. SOLGER et MEVES, il s'agit de taches claires, dans lesquelles on n'a démontré la présence d'aucun centrosome. Ces taches sont-elles, comme on l'admet, des sphères attractives; c'est un point qu'il conviendrait, me semble-t-il, de démontrer, car il ne me paraît nullement prouvé.

Quant aux éléments décrits par M. BÜRGER, nous ne savons ni s'ils ne sont pas en voie d'atrophie, ni, pour le cas où ils seraient normaux, par quel processus ils se reproduisent.

Restent les observations de MM. FLEMMING et HEIDENHAIN. En ce qui concerne les leucocytes de la Salamandre, ces observations prouvent simplement, selon moi, que dans certains d'entre eux, dans ceux dont les noyaux se fragmentent, le centrosome semble généralement persister et que même, peut-être, car nous n'avons sur ce point qu'*une seule* observation, bien incomplète, de M. FLEMMING, le centrosome se diviserait *lors de la fragmentation du corps cellulaire du leucocyte*. Suffit-il pour affirmer la participation du centrosome à la fragmentation du noyau du leucocyte, de constater que le plus souvent il siège au voisinage des points de formation des étranglements nucléaires? Je ne puis l'admettre. Au surplus, il ne faut pas oublier que la fragmentation du noyau des leucocytes pourrait bien n'être qu'un phénomène d'aberration ou de dégénérescence, comme l'indique aussi M. FLEMMING, ou bien un mode d'accroissement de la périphérie du noyau en relation avec les échanges organiques de la cellule, comme le pense M. O. HERTWIG (28). M. HEIDENHAIN ne dit-il pas aussi que les leucocytes de la paroi intestinale de la Salamandre sont des éléments en voie d'atrophie ou de résorption, et n'en est-il pas de même pour les cellules épithéliales désquamées des alvéoles pulmonaires, chez l'homme, qui ont un aspect si variable, d'après M. HEIDENHAIN?

Cilié de l'une quelconque des générations intermédiaires entre les termes extrêmes d'un même cycle.

b). Le centrosome de l'ovogonie jeune, issu de la moitié du centrosome de la cellule germinative-mère, se comporte différemment : au lieu de se résorber dans le noyau, il se résorbe, rapidement chez *Styelopsis*, dans le protoplasme cellulaire très probablement.

c). Le nucléole de l'ovogonie est, chez *Styelopsis*, le seul élément paranucléinien propre à l'œuf, qui apparaisse dans le cours des périodes d'accroissement et de maturation de l'œuf. Il accomplit exclusivement un rôle végétatif et préside à tous les phénomènes caractéristiques de la période d'accroissement. Il se comporte absolument comme le macronucleus de l'Infusoire cilié de la dernière génération agame, destiné à entrer en conjugaison.

Par contre, le nucléole de la spermatogonie, après avoir accompli ce rôle végétatif, devient en tout et en partie, comme le nucléole d'une cellule ordinaire, après la période d'accroissement, le centrosome du spermatocyte de premier ordre, c'est-à-dire l'organe de la double division de maturation. Puis, il se résorbe dans le protoplasme de la spermatide.

d) La transformation de la spermatide en spermatozoïde a, non seulement, pour conséquence de convertir une cellule immobile en une cellule motile, mais encore d'engendrer le spermocentre, organe de la division de l'œuf fécondé.

Dès lors, quelle conclusion générale est-on en droit de tirer de la présence d'un centrosome dans de semblables éléments ?

Pour ce qui regarde les cellules de la moelle rouge des os du lapin, si l'on rapproche les observations de M. Heidenhain de celles de MM. van Bambeke et van der Stricht (48), la présence des centrosomes et des sphères attractives s'explique aisément, puisqu'il s'agit d'éléments en voie de division mitosique multiple.

Enfin, pour les observations de M. Flemming concernant les cellules conjonctives et endothéliales du péritoine et les cellules épithéliales du poumon des larves de Salamandre, il convient, me semble-t-il, de ne pas oublier qu'il s'agit d'éléments embryonnaires, dont l'activité de division mitosique est probablement très grande. Il n'est donc pas plus étonnant d'y voir persister les centrosomes que dans les blastomères. Que ces cellules se préparent à la mitose, c'est ce qui me semble résulter de l'examen des fig. 1, 3, 4 et 5 de la Planche xxxviii de l'auteur, où l'on constate qu'en dépit de l'aspect au repos du noyau, le centrosome est déjà divisé ; quant aux fig. 6 et 7, les noyaux sont au stade spirem et les deux centrosomes sont déjà écartés l'un de l'autre et réunis par le premier rudiment du fuseau achromatique.

e) Le fait que la double division de maturation du spermatocyte de premier ordre, qui s'accomplit avec intervention de centrosomes, n'est pas précédée, chez *Styelopsis*, d'une division longitudinale des chromosomes primaires, tend à prouver que les centrosomes ne sont nullement dans la division mitosique, les agents actifs du dédoublement longitudinal des anses chromatiques, ce que prouve d'ailleurs cet autre fait que dans l'ovogonie en voie d'accroissement ce dédoublement et la séparation des chromosomes secondaires s'effectuent sans intervention de centrosomes. L'ensemble de mes observations me porte à admettre : 1° La formation du spirem, la formation des chromosomes primaires, le dédoublement de ces derniers, la formation et la séparation des chromosomes secondaires sont des phénomènes dépendant *directement* des éléments de la charpente achromatique du noyau, et *indirectement* du nucléole, centre végétatif de la cellule ; 2° Les centrosomes, centres de division, interviennent exclusivement dans la formation du plan de division, laquelle entraîne comme conséquence la répartition uniforme de toutes les parties constitutives de la cellule-mère sur deux cellules filles.

Dans la formation et l'élimination des cellules polaires, il existe des centrosomes aux deux pôles des fuseaux de direction ou de maturation uniquement lorsque les cellules polaires entraînent dans leur constitution une partie assez importante du protoplasme ovocytaire indifférent. Dans le cas contraire, quand les cellules polaires ne sont que des bourgeons insignifiants de l'ovocyte, comme c'est le cas chez *Styelopsis* notamment, les centrosomes n'existent pas. Si des centrosomes interviennent dans la formation des spermatides aux dépens du spermatocyte, c'est que, lors de cette formation, le corps protoplasmique du spermatocyte se divise effectivement (1).

(1) On admet généralement que dans la mitose ordinaire les centrosomes régissent les transformations préparatoires à la division, qui s'accomplissent non seulement dans le corps de la cellule, mais aussi dans les éléments constitutifs du noyau. Cette manière de voir repose exclusivement sur une apparence d'orientation des éléments du noyau par rapport aux centrosomes. A mon avis, il n'y a pas là de relation de cause à effet, du moins en ce qui concerne le noyau, mais une simple concomitance de deux phénomènes indépendants l'un de l'autre. Pour défendre cette opinion, je m'appuie, d'une part, sur mes observations concernant les transformations des éléments de la vésicule germinative de l'ovogonie en voie d'accroissement et, d'autre part, sur la comparaison des diverses observations publiées jusqu'à ce jour par les auteurs qui se sont occupés de la mitose

III.

Ces différents points établis, afin de faire saisir complètement ma pensée au sujet de la signification du corps vitellin de BALBIANI et des éléments de la cellule des Métazoaires que je crois correspondre au macronucleus des Ciliés, je procéderai succintement à un double rapprochement.

J'établirai d'abord un parallèle entre : 1° l'Infusoire cilié de l'une des générations intermédiaires entre les deux termes extrêmes d'un même cycle, et 2° une cellule quelconque d'un Métazoaire destinée à se reproduire par voie mitosique (1).

En second lieu j'établirai un parallèle entre : 1° l'Infusoire cilié de la dernière génération agame, destiné à entrer en conjugaison, les phénomènes essentiels qui s'accomplissent pendant la conjugaison et la formation des premiers individus d'un nouveau cycle, et 2° l'accroissement et la maturation des produits sexuels, la fécondation et la formation des premiers blastomères chez un Métazoaire.

ordinaire. Ces observations nous montrent que, dans des cellules différentes, les divers états successifs de la transformation des éléments constitutifs du noyau ne correspondent pas à des rapports successifs, bien déterminés, des centrosomes. Il y a même plus, en comparant ses observations avec celles faites par M. VAN BENEDEN sur les mêmes éléments (œufs d'*Ascaris*), M. BOVERI (5, p. 852), a fait observer qu'il n'existe pas une relation toujours identique entre les diverses phases de la métamorphose du noyau et celles des centrosomes.

(1) J'aurais aussi volontiers étendu ce parallèle à l'histoire d'une cellule d'un métazoaire destinée à se reproduire par voie amitosique. Les belles observations de M. PLATNER (42) sur la division des cellules des tubes de Malpighi du *Dytiscus marginalis* et les études plus récentes de M. J. FRENZEL sur la division amitosique chez les Crustacés (18), m'eussent certes fourni l'occasion d'établir un rapprochement remarquable entre le rôle du nucléole dans ces éléments et celui du macronucleus des Ciliés ; mais je craindrais, en établissant ce rapprochement, de généraliser des données qui ne sont pas encore assez nombreuses. En ce qui concerne la division amitosique, en effet, l'état de nos connaissances est encore si incomplet, pour le moment, que M. FLEMMING (14, 16) n'ose pas même rancher la question de savoir s'il s'agit d'un phénomène normal ou anormal, physiologique ou pathologique.

A. *Parallèle entre l'histoire de la vie d'un Cilié appartenant à l'une des générations intermédiaires entre les deux termes extrêmes d'un même cycle et l'histoire de la vie d'une cellule quelconque d'un Métazoaire destinée à se reproduire par voie mitosique.*

1. Au moment de sa formation le jeune Cilié se constitue de : A, la moitié du corps cellulaire de l'Infusoire-mère et de ses produits de différenciation (cytostome, cils, etc) ; B, la moitié de la substance du macronucleus maternel qui a présidé à la fin de la vie individuelle de l'Infusoire-mère à la division fissipare de ce dernier (1) ; C, un micronucleus jeune formé par : a) la moitié de la substance achromatique du fuseau micronucléaire de division de l'organisme maternel (2) ; b) la moitié de la chromatine du micronucleus de la mère.

De même, au moment de sa formation, une cellule germinative ou une cellule somatique quelconque destinée à se reproduire par voie mitosique se constitue de : A, la moitié du corps protoplasmique de la cellule-mère et de ses produits spécifiques ; B, la moitié de la substance du centrosome maternel (paranucléine) ; C, un noyau jeune formé par : a) la moitié de la substance achromatique du fuseau de division de la cellule-mère ; b), la moitié de la chromatine du noyau de la cellule-mère.

(1) Il semble bien établi que le macronucleus aussi bien que le micronucleus sont constitués de deux substances, dont l'une n'absorbe pas les matières colorantes, tandis que l'autre les absorbe. De plus, si je m'en réfère aux données que nous ont fournies de nombreux auteurs, MM. Jickeli (43), R. Hertwig (30), Maupas (37) et Bergh (3) notamment, les réactions microchimiques de la substance colorable du macronucleus ne sont pas identiques à celles de la substance colorable du micronucleus. Cependant, ces données ne sont pas encore suffisantes pour oser affirmer positivement que l'une de ces substances est de la paranucléine et l'autre, de la nucléine ou chromatine. Seules, les réactions indiquées par M. Bergh (3) semblent indiquer que la substance colorable du macronucleus fragmenté est de la paranucléine ou une substance très voisine, tandis que celle des micronucleus est de la nucléine. En effet, par les solutions tinctoriales acides (vert de méthyle acétique) le micronucleus se teinte en vert intense, tandis que le macronucleus reste beaucoup plus pâle.

(2) Pour simplifier les choses, je choisirai comme type un Cilié qui, comme *Colpidium colpoda* par exemple, ne possède qu'un seul micronucleus.

2. Pendant la vie individuelle du Cilié, le macronucleus jeune, issu de la moitié de la substance du macronucleus maternel qui a présidé, à la fin de la vie individuelle de l'Infusoire-mère, à la division fissipare de ce dernier, s'accroît et pendant toute la période de son accroissement il joue le rôle d'élément régulateur du développement végétatif de l'Infusoire, rôle qui consiste à régler :

a) L'ensemble des phénomènes qui s'accomplissent dans le corps cellulaire de l'Infusoire pendant la vie individuelle de ce dernier (accroissement, qui est le résultat de la nutrition, sensibilité, motilité, régénération des parties lésées ; enfin, phénomènes préparatoires à la division du corps cellulaire, tels que groupement du plasma en vue de la formation future du corps des deux rejetons, et formation de l'ébauche du nouveau cytostome).

b) L'ensemble des phénomènes caractéristiques de l'accroissement du micronucleus (accroissement de la substance achromatique, du suc nucléaire et de la chromatine ; enfin phénomènes préparatoires à sa division, tels que la préparation à la formation du fuseau achromatique et la formation du spirem chromatique).

Au début de la vie individuelle d'une cellule germinative ou d'une cellule somatique quelconque d'un Métazoaire destinée à se reproduire par voie mitosique, l'élément paranucléinien issu de la moitié de la substance du centrosome maternel disparaît plus ou moins rapidement. Il rentre vraisemblablement à l'intérieur du noyau, sa substance se mêle à la chromatine de ce dernier et peu de temps après apparaît dans le noyau un nouvel élément paranucléinien, le nucléole vrai, qui dérive de la substance du centrosome, ou bien, comme je suis plus porté à l'admettre, est le résultat d'une élaboration nouvelle de paranucléine dans la charpente chromatique du jeune noyau en train de revenir au repos. Quoi qu'il en soit, le nucléole vrai, simple ou multiple, s'accroît et pendant toute la période de son accroissement, il joue son rôle d'élément régulateur du développement végétatif de la cellule, rôle qui consiste à régler :

a). L'ensemble des phénomènes qui s'accomplissent dans le corps

protoplasmique de la cellule pendant la vie individuelle de cette dernière (accroissement, qui est le résultat de la nutrition, sensibilité, motilité, fonction spécifique ; enfin, phénomènes préparatoires à la division du corps cellulaire, tels que reconstitution d'un protoplasme plus indifférent).

b). L'ensemble des phénomènes caractéristiques de l'accroissement de ce que j'appellerai la portion micronucléaire du noyau (accroissement de la substance achromatique, du suc nucléaire et de la chromatine ; enfin, phénomènes préparatoires à sa division, tels que la transformation de la charpente achromatique en filaments en relation avec la formation du spirem chromatique).

3. Vers la fin de la vie individuelle de l'Infusoire, le macronucleus commence à manifester les signes préalables à sa propre bipartition par étranglement : il se prépare à jouer son rôle de division du corps cellulaire. S'il était lobulé ou fragmenté, ses différents lobes ou fragments se ramassent ensemble. En même temps les divers organes de l'Infusoire s'orientent parfaitement en vue de la bipartition et, sous l'action directe des filaments de la charpente achromatique du micronucleus, disposés en un fuseau de division, la charpente chromatique de ce dernier se résoud en chromosomes, qui se disposent ensuite en une plaque nucléaire-mère ; puis, les chromosomes se séparent (après s'être scindés longitudinalement ?) en deux plaques nucléaires-filles. D'après R. Bergh, (3), chez *Urostyla*, la division des micronucleus est achevée avant que le macronucleus en forme de ruban ne commence à se bipartir par étranglement.

Alors, le macronucleus commence à jouer son rôle de division, qui a pour conséquence, la reproduction agame de l'Infusoire cilié. Il se bipartit par étranglement, et ses deux moitiés polarisées provoquent la formation de l'étranglement de division (plan de division), qui entraîne la répartition uniforme en les deux Ciliés-filles, non seulement du corps protoplasmique de l'Infusoire et de ses produits de différenciation, mais aussi de la substance achromatique et de la chromatine du micronucleus. En même temps, chaque Infusoire-fille acquiert la moitié de la substance du macronucleus maternel.

Vers la fin de la vie individuelle d'une cellule germinative ou d'une cellule somatique quelconque d'un Métazoaire, destinée à se reproduire par voie mitosique, le nucléole, élément régulateur de tous les phénomènes de la vie individuelle de la cellule, disparaît plus ou moins promptement, soit, que sa substance se fusionne avec la chromatine du spirem, soit ce qui me paraît plus probable, qu'elle serve directement, en tout ou en partie, à constituer cet élément paranucléinien, le centrosome, organe régulateur de la division du corps cellulaire, et qui apparaît maintenant, contre la membrane nucléaire, à l'intérieur du protoplasme cellulaire. Dès qu'il apparaît dans le corps de la cellule, le centrosome commence à manifester les signes préalables, préparatoires au rôle qu'il est appelé à jouer, rôle qu'il ne peut accomplir qu'à la condition d'être divisé en deux moitiés équivalentes, orientées de telle sorte que chacune d'elles se trouve en connexions à la fois avec toutes les parties de la cellule-mère destinées à l'édification de la cellule-fille correspondante. Le centrosome se bipartit donc par étranglement et ses deux moitiés s'écartent ensuite pour se polariser dans la cellule. Pendant qu'elles s'écartent, elles restent unies par des granulations protoplasmiques disposées en un faisceau de filaments, futur faisceau central ou axial du fuseau de division. En même temps, sous l'action directe des filaments achromatiques du noyau, le spirem chromatique se décompose en chromosomes primaires, qui se disposent ensuite en une plaque nucléaire-mère : puis, les chromosomes primaires se divisent longitudinalement pour se disposer en deux plaques nucléaires-filles identiques, pendant que les filaments achromatiques du noyau se sont réunis au faisceau central pour constituer avec lui le fuseau de division, dont les deux pôles sont occupés par les centrosomes.

Que la formation des chromosomes primaires, leur groupement dans la plaque nucléaire-mère, leur division longitudinale, ainsi que la séparation des chromosomes secondaires et les deux plaques nucléaires-filles soient des phénomènes purement préalables à la division proprement dite, phénomènes dépendant des filaments et de la charpente achromatique et nullement des centrosomes, c'est ce que prouvent manifestement mes études concernant la période d'accroissement de la vésicule germinative de l'ovogonie, chez *Styelopsis*. Je n'ai pas la moindre hésitation à admettre qu'il en est de même dans la mitose ordinaire, et que, comme dans l'ovogonie de

Styelopsis, ces phénomènes s'accomplissent, dans la mitose ordinaire, sous l'impulsion fonctionnelle donnée aux éléments de la charpente achromatique du noyau par le nucléole. Cette manière de voir est, en outre, en parfaite harmonie avec ce qui se passe chez le Cilié en voie de fissiparité.

C'est alors seulement que les deux centrosomes entrent en action et accomplissent leur rôle de division, qui a pour conséquence la reproduction agame, mitosique, de la cellule. Les deux moitiés polarisées du centrosome de la cellule agissent sur le protoplasme cellulaire; elles provoquent la formation de l'étranglement de division (plan de division), qui entraîne la répartition uniforme en les deux cellules-filles, non seulement du corps protoplasmique de la cellule-mère, mais aussi de la substance achromatique et de la chromatine de son noyau. En même temps, chaque cellule-fille acquiert la moitié de la substance du centrosome maternel, qui siège encore quelque temps dans le corps protoplasmique, à côté du noyau proprement dit.

Les faits, sur lesquels je me suis appuyé pour décrire les phénomènes intimes de la division fissipare des Ciliés et pour en faire comprendre l'essence, je les ai puisés principalement dans les intéressantes recherches de M. R. Hertwig (30) et de M. R. Bergh (3). Mon interprétation diffère de celle du savant professeur de Münich. C'est un point que je désire discuter ici.

Des études de M. R. Hertwig sur la division fissipare des Paramœcies (et il en est de même de celles de M. R. Bergh, chez *Urostyla grandis*), il résulte que ses premières manifestations se font sentir par les changements qui s'opèrent dans les deux micronucleus (formation des fuseaux de division et division des micronucleus) et dans le cytostome (formation de l'ébauche du nouveau cytostome). Viennent ensuite et simultanément, l'allongement suivi de la division du macronucleus, et l'étranglement du corps de l'Infusoire.

M. R. Hertwig ne peut affirmer avec certitude si les changements des micronucleus précèdent ou suivent ceux du cytostome. Cependant il est porté à considérer la première alternative comme la plus vraisemblable et à admettre que la première impulsion à la division vient du micronucleus et se transmet immédiatement après

au protoplasme et aux organes qui en dépendent. Enfin, pour lui, le macronucleus, qui ne se divise que plus tard, jouerait un rôle plus passif dans la division fissipare.

Comme on le voit, cette interprétation, émise par M. R. HERTWIG, du rôle joué par le macronucleus dans la division fissipare des Ciliés diffère, et de celle qu'à déduite BALBIANI de ses expériences de mérotomie, et de celle que j'ai défendue plus haut.

Dans l'exposé comparatif que je viens de faire, j'ai cherché à établir que les observations d'ordre morphologique, décrites par M. R. HERTWIG prouvent, aussi bien que les données fournies par les expériences de mérotomie, que le macronucleus joue successivement un double rôle : le rôle d'un élément régulateur de tous les phénomènes de la vie individuelle du Cilié, et ensuite le rôle d'un élément régulateur de la division du corps cellulaire.

Le fait que la division du macronucleus ne commence à s'effectuer qu'au moment où le corps de l'Infusoire commence à s'étrangler et après que l'ébauche du nouveau cytostome s'est formée et que les micronucleus ont donné les signes manifestes d'une préparation à la division, ne me semble nullement prouver, comme l'admet M. R. HERTWIG, que le macronucleus joue un rôle passif et dans les phénomènes préparatoires à la division fissipare et dans cette division elle-même.

En effet, ainsi que je l'ai déjà dit plus haut, dans le cours de mes études sur les phénomènes qui s'accomplissent chez les Ascidiens, pendant la période d'accroissement de l'ovogonie, le nucléole vrai joue, comme le macronucleus pendant la vie individuelle du Cilié, ou comme le macronucleus du Cilié de dernière génération destiné à entrer en conjugaison, le rôle d'un élément régulateur du développement végétatif de l'ovogonie : il préside à tous les phénomènes d'accroissement et de transformation du protoplasme de l'ovogonie et de sa vésicule germinative. J'ai pu établir notamment que la formation du spirem, la formation des chromosomes primaires, le dédoublement longitudinal de ces derniers et enfin la séparation des chromosomes secondaires sont tous phénomènes qui s'accomplissent sous *l'action directe* des filaments de la charpente achromatique de la vésicule germinative, mais que ces filaments achromatiques eux-mêmes se trouvent *sous la dépendance du nucléole vrai.*

Or, le nucléole vrai de l'ovogonie des Ascidiens, tout comme le

macronucleus du Cilié de dernière génération destiné à entrer en conjugaison, ne joue jamais qu'un rôle purement végétatif. Dès que l'ovogonie a atteint son complet accroissement, il disparaît par résorption et n'intervient dans aucun phénomène que l'on puisse comparer à une division. J'en conclus que les transformations de la vésicule germinative préalables à la formation du premier fuseau de direction ou de maturation, c'est-à-dire la formation du spirem, des chromosomes primaires, des chromosomes secondaires ainsi que la séparation de ces derniers, sont des phénomènes purement végétatifs, dépendant *indirectement* de l'action du nucléole, organe régulateur du développement végétatif de l'ovogonie.

L'on doit donc considérer comme l'essence de la bipartition d'une cellule uniquement la répartition sur deux cellules-filles des diverses parties constitutives de la cellule-mère, ce qui s'accomplit par la formation du plan de division.

Revenons maintenant au macronucleus de l'infusoire en voie de division fissipare.

La formation de l'ébauche du nouveau cytostome et la transformation des micronucleus en fuseaux de division ne sont que des phénomènes préalables ou préparatoires à la division. C'est si vrai qu'il ne pourrait venir à l'idée de personne de considérer une Paramécie, au moment où ces phénomènes préparatoires se sont accomplis chez elle, c'est-à-dire une Paramécie pourvue de deux cytostomes et de quatre micronucleus réunis par paires, comme représentant deux individus. Ces phénomènes préparatoires à la division, je les considère comme étant le dernier terme de la vie individuelle de l'Infusoire, et comme dépendant du dernier terme du rôle végétatif du macronucleus.

Le second rôle du macronucleus, son rôle de division, commence seulement quand son rôle végétatif est achevé. Il se manifeste tout d'abord à nos yeux par l'allongement suivi de la division par étranglement du macronucleus. Ce phénomène détermine la formation de l'étranglement du corps cellulaire, qui entraîne à son tour la répartition égale, entre les deux Infusoires-filles, du protoplasme cellulaire, des deux cytostomes, des micronucleus divisés et enfin, de la substance du macronucleus lui-même. Quoi d'étonnant dès lors, à ce que le macronucleus ne commence à se diviser qu'après la formation des

fuseaux micronucléaires de division et de l'ébauche du nouveau cytostome, puisque ces transformations ne sont nullement, comme l'admet M. R. Hertwig, les premières manifestations de la division, mais des phénomènes préparatoires à la division.

Pour me résumer je dirai que, selon moi, aussi bien les expériences de mérotomie que l'observation directe des phénomènes intimes qui s'accomplissent, chez l'Infusoire, pendant la division fissipare, démontrent que le macronucleus d'un Cilié accomplit successivement deux fonctions différentes : 1° Pendant que l'animal s'accroît, il exerce une influence dirigeante sur tous les phénomènes généraux de la vie individuelle (nutrition, sensibilité, motilité, régénération des parties lésées et, enfin, phénomènes préparatoires à la division du corps cellulaire et du noyau, tels que groupement du plasma en vue de la formation future du corps des deux rejetons, formation de l'ébauche du nouveau cytostome et du fuseau micronucléaire) ; c'est ce que j'ai appelé plus haut, à défaut d'une expression plus correcte, son rôle végétatif.

2° Il accomplit ensuite son rôle de division ; il préside alors à l'essence même de la division fissipare, en provoquant la formation du plan de division, qui a pour conséquence la répartition uniforme entre les deux cellules-filles, des diverses parties constitutives de l'organisme maternel.

B. *Parallèle entre l'Infusoire cilié de la dernière génération agame destiné à entrer en conjugaison, les phénomènes essentiels qui s'accomplissent pendant la conjugaison et la formation des premiers individus d'un nouveau cycle, d'une part, et d'autre part, l'accroissement et la maturation des produits sexuels, la fécondation et la formation des premiers blastomères chez un Métazoaire.*

1. Les remarquables observations de M. Maupas sur la multiplication des Ciliés (36) nous ont fait connaître qu'il est aisé d'empêcher la conjugaison : il suffit pour cela de fournir à ces protozoaires une nourriture abondante. Mais dans ce cas, après un certain nombre de

générations fissipares commence une dégénérescence sénile, qui les voue irrémédiablement à la mort, et qui débute par des phénomènes d'atrophie du macronucleus. Ces faits s'expliquent parfaitement si l'on songe : 1° que le macronucleus du jeune Infusoire, sortant de fissiparité dérive directement du macronucleus de sa mère ; 2° que le macronucleus joue pendant la vie individuelle de l'Infusoire deux rôles successifs : un rôle végétatif et un rôle de division. En effet, il est impossible d'admettre que la substance du macronucleus puisse s'accroître et fonctionner à l'infini ; elle doit, après avoir suffi aux besoins physiologiques d'un certain nombre de générations agames épuiser, peu à peu son activité physiologique, puis s'atrophier et entraîner par conséquent, l'épuisement, puis la mort de l'organisme qu'elle régit (1).

D'autre part, les études de M. Maupas (37) sur les conditions et les causes déterminantes de la conjugaison ont prouvé notamment que les Infusoires, arrivés à maturité karyogamique s'accouplent seulement lorsqu'ils sont privés de nourriture, et cette disette a encore une autre conséquence préalable à la conjugaison : elle active la division fissipare, ce qui détermine la réduction de taille des gamètes, en raison du peu d'accroissement qu'elles peuvent obtenir entre deux divisions consécutives. « Je considère, dit M. Maupas, comme une loi générale chez les Ciliés, l'existence d'une ou de plusieurs divisions fissipares non suivies d'accroissement végétatif, servant de préambule à la conjugaison ».

M. Maupas est d'avis que la privation de nourriture n'est qu'une condition occasionnelle de la conjugaison, car, dit-il, « cette disette ne doit évidemment modifier, en rien d'essentiel, l'état organique interne des Infusoires en expérience, pas plus d'ailleurs que la condition opposée, c'est-à-dire une abondante alimentation. La privation d'aliments agit donc indirectement et occasionnellement sur leur activité karyogamique. Une riche alimentation endort l'appétit conjugant : le jeûne, au contraire, l'éveille et l'excite ». M. Maupas ajoute (p. 404) : « En quoi consiste et de quelle nature est cette excitation ? Dans l'état actuel de nos connaissances, je crois que nous ne possédons aucune donnée positive nous permettant de tenter une explication tant soit peu plausible ? »

(1) M. Bütschli a émis une idée semblable en 1882 (10).

Je crois que mon explication du double rôle joué par le macronucleus rend compte, au moins dans une certaine mesure, des effets produits sur le Cilié par la disette. Le macronucleus ne peut agir comme centre régulateur du développement végétatif de l'Infusoire, qu'à la condition de pouvoir lui-même se nourrir et s'accroître. Cette condition faisant défaut, ou plutôt étant diminuée, son rôle végétatif est affaibli et il emploie, au moins partiellement, le restant de son énergie fonctionnelle à l'accomplissement d'une ou de plusieurs divisions fissipares successives, qui ne sont que des tentatives pour assurer la conservation du cycle. La nourriture continuant à être peu abondante, le macronucleus s'épuise peu à peu et il commence à dégénérer. C'est alors qu'intervient la conjugaison, dont l'essence est de régénérer un nouveau macronucleus, capable de présider à la formation d'un nouveau cycle de générations.

Comme on le voit, l'abondance de la nourriture détermine, comme la disette, la dégénérescence du macronucleus, par épuisement de son activité physiologique. Mais cet épuisement a deux causes diamétralement opposées : dans un cas, il est dû à une exagération de l'activité de la fonction végétative ; dans l'autre cas, à l'impossibilité pour cette fonction de s'accomplir.

Cela dit, comparons la vie de l'Infusoire de la dernière génération destiné à entrer en conjugaison, avec celle des produits sexuels d'un Métazoaire.

Lorsque, à la suite d'une dernière division fissipare, le jeune Cilié vient de se constituer, son macronucleus, issu de la moitié du macronucleus maternel, s'accroît dans les limites qui lui sont données par la nourriture dont dispose l'Infusoire. Pendant cette période de son accroissement il accomplit, dans les limites du possible, sa fonction végétative qui consiste à régler :

a). Un accroissement partiel du corps cellulaire de l'Infusoire, sa sensibilité, sa motilité et la régénération complète des parties embryonnaires, telles que le cytostome.

b). L'accroissement et la régénération du micronucleus (substance achromatique, suc nucléaire et chromatine).

En ce moment, la nourriture continuant à rester peu abondante (1),

(1) M. Maupas a observé que même lorsqu'ils viennent d'entrer en sizygie, on peut faire cesser cette dernière, en fournissant aux Ciliés une abondante nourriture.

l'Infusoire entre en sizygie, c'est-à-dire qu'il s'accole, par une certaine étendue de sa surface, à un Infusoire de même espèce et se trouvant dans les mêmes conditions biologiques générales que lui.

Le macronucleus utilise alors le restant de son énergie végétative uniquement à l'accroissement du micronucleus, nécessaire aux phénomènes préalables à sa division de maturation. Dès que la préhension des matières alimentaires est devenue absolument impossible par suite de l'accolement des deux conjoints par leurs cytostomes, la vie végétative de l'Infusoire, en même temps que le macronucleus commence à montrer les premiers signes manifestes d'une régression lente, consiste uniquement en les transformations du micronucleus (1). Sous l'action de la dernière impulsion donnée par le macronucleus au micronucleus, les filaments achromatiques de ce dernier agissent sur la chromatine et la répartissent sur deux, puis sur quatre éléments micronucléaires, qui restent à l'intérieur de l'Infusoire et dont trois s'atrophient bientôt (micronucleus ou noyaux accessoires). Un seul d'entre eux, le micronucleus ou noyau principal, renfermant par conséquent, le quart de la chromatine du micronucleus de l'Infusoire, persiste.

Pourquoi ces quatre éléments micronucléaires ne sont-ils pas répartis sur quatre éléments cellulaires, ou, en d'autres termes, pourquoi ne s'accomplit-il pas de division du corps cellulaire de l'Infusoire ? C'est qu'il n'existe plus de substance macronucléaire encore capable de déterminer la division du corps cellulaire, le macronucleus ayant perdu toute énergie fonctionnelle.

En ce moment, où il a atteint sa maturation, l'Infusoire correspond à l'œuf mûr, plus les trois cellules polaires du Métazoaire.

Lorsque la jeune ovogonie du Métazoaire vient de se former, l'élément paranucléinien qu'elle renferme et qui n'est autre que la moitié du centrosome de la cellule germinative mère, disparaît généralement, soit en se résorbant dans le noyau de la jeune ovogonie, soit, ce qui me paraît plus probable, en se résorbant rapidement au sein du protoplasme cellulaire. C'est le cas chez la plupart

(1) Pour plus de simplicité, je borne ma description aux phénomènes qui s'accomplissent dans la conjugaison d'un Cilié pourvu d'un seul micronucleus, et plus spécialement du *Colpidium colpoda*, tels que M. Maupas nous les a fait connaître.

des Métazoaires ; c'est le cas normalement chez *Styelopsis*. (1) Cependant, chez certains Métazoaires cette résorption intra-plasmique se fait plus lentement et cet élément, tout en manifestant des signes indéniables de dégénérescence, se maintient encore pendant une période plus ou moins longue du développement de l'ovogonie, voire même dans l'ovocyte ou dans l'œuf mûr. *Cet élément, dont l'activité physiologique est épuisée, et qui n'est autre chose que l'un des deux centrosomes du fuseau de division de la cellule germinative mère de l'ovogonie, constitue alors le corps vitellin de Balbiani*. C'est ce qui résulte à l'évidence, selon moi, des observations de M. Henneguy. Il correspond, en fait, à cette moitié du macronucleus du Cilié qui passe dans le jeune Infusoire dès que la bipartition est achevée ; il correspond aussi à cette moitié du centrosome maternel qui, dans la mitose ordinaire, a constitué l'un des deux éléments de division de la cellule-mère. Toutefois, dans l'Infusoire cet élément se transforme ultérieurement en l'organe régulateur des phénomènes de la vie individuelle de l'organisme, tandis que dans l'ovogonie, il disparaît plus ou moins rapidement comme un organe épuisé physiologiquement, pour faire place à un élément paranucléinien nouveau, le *nucléole vrai*, dont la substance (paranucléine) s'élabore dans la chromatine, dès que le noyau de la jeune ovogonie est rentré au repos. Le nucléole vrai s'accroît alors progressivement et, comme le macronucleus de l'Infusoire destiné à entrer en conjugaison, il préside à tous les phénomènes caractéristiques de la période d'accroissement de l'ovogonie.

Il règle :

a). Les phénomènes végétatifs qui s'accomplissent dans le corps cellulaire de l'ovogonie (accroissement : formation et accumulation des matériaux deutoplasmiques destinés au développement de l'embryon futur) ;

b). L'accroissement de la vésicule germinative (chromatine, suc

(1) J'ai dit précédemment (p. 311) que dans quelques cas très rares, j'ai observé dans le corps protoplasmique de très jeunes ovogonies au début de la période d'accroissement, et au voisinage presque immédiat de la vésicule germinative, un très petit corpuscule paranucleinien en voie d'atrophie et que je ne puis considérer que comme le centrosome, en voie de résorption qui a coopéré à la formation de la jeune ovogonie. Ce corpuscule est, dans ces cas rares, un *noyau vitellin de* Balbiani.

nucléaire, substance achromatique et phénomènes préalables à la double division de maturation, c'est-à-dire formation des chromosomes primaires, formation et séparation des chromosomes secondaires, tous phénomènes qui sont sous la dépendance *directe* des filaments de la charpente achromatique).

Alors, tout comme cela se produit pour le macronucleus du Cilié, le rôle végétatif du nucléole étant achevé en même temps que l'accroissement de l'ovogonie, le nucléole s'atrophie progressivement par un processus en tous points semblable à celui de l'atrophie du macronucleus du Cilié : il se résorbe dans le corps cellulaire de l'ovogonie. Mais cette résorption n'a pas toujours lieu, comme chez *Stylopsis* et chez d'autres Métazoaires, avant la formation et l'élimination des cellules polaires. Chez certains Métazoaires, le nucléole, sorti de la vésicule germinative réduite à la fin de la période d'accroissement, et logé, à côté de cette dernière, dans le protoplasme de l'œuf, peut encore persister plus ou moins longtemps, en tout ou en partie. C'est le cas notamment chez *Aequorea Forskalea* (métanucléole de M. V. Hæcker) (31) ; c'est le cas encore dans certains mollusques (M. Trinchese) (47) ; ce serait encore le cas, d'après M. Hæcker, pour cet élément que M. Metschnikoff a décrit, à côté du noyau ovulaire, dans l'œuf mûr de *Mitrocoma Annæ* (38) et qu'il a considéré comme un noyau spermatique incapable d'accomplir la fécondation ; c'est encore très probablement le cas pour cet élément décrit par M. Chun (11), sous le nom de *Kleinkern*, dans l'ovogonie de *Stephanophyes superba*, élément qui n'est autre que le nucléole sorti précocément de la vésicule germinative.

Le macronucleus du Cilié de dernière génération agame destiné à entrer en conjugaison représente donc successivement le noyau vitellin de Balbiani et le nucléole de l'ovogonie d'un Métazoaire.

Lorsque le nucléole de l'ovogonie se résorbe complètement à la fin de la période d'accroissement, il n'existe pas de centrosomes aux pôles des fuseaux de maturation ; toutefois l'élimination des cellules polaires a lieu ; mais, en raison de l'absence des centrosomes, il n'intervient dans la constitution des cellules polaires qu'une quantité extrêmement minime de protoplasme ovocytaire : le phénomène constitue alors une sorte de bourgeonnement. C'est le cas notam-

ment, d'après mes recherches, chez *Styelopsis*, comme chez *Ascaris*, *Ascidia mentula* et *Sagitta*, d'après M. Boveri (6) et chez certains Insectes, d'après M. Henking (22).

Si, au contraire, le nucléole de l'ovogonie persiste pendant la maturation, il fournit, comme dans la mitose ordinaire, au moins aux dépens d'une partie de sa propre substance, la paranucléine constituant les centrosomes des fuseaux de maturation. Dans ce cas, en raison de la présence des centrosomes, il intervient dans la constitution des cellules polaires une partie plus ou moins importante du protoplasme ovocytaire. C'est ce qui résulte manifestement, à mon avis, des observations de M. Trinchese, chez certains mollusques et des observations de M. Hæcker, chez *Aequorea Forskalea*.

L'élimination des cellules polaires rudimentaires chez certains Métazoaires, malgré l'absence de centrosomes, n'est nullement en contradiction avec ce que je pense du rôle de division du corps cellulaire que jouent ces éléments, pas plus qu'elle n'est en contradiction avec l'absence d'élimination des trois micronucleus accessoires chez le Cilié. J'y vois deux échelons successifs d'un phénomène primordial, que nous retrouvons encore, dans son entier accomplissement, dans la double division de maturation du spermatocyte de premier ordre, et qui est déjà atténué dans la double division de maturation de l'ovocyte chez les Métazoaires où cette division s'accomplit avec intervention de centrosomes.

Chez *Styelopsis* et les autres Métazoaires chez lesquels l'élimination des cellules polaires a lieu sans intervention de centrosomes, il n'y a pas de division cellulaire réelle ; mais cette élimination constitue plutôt le dernier terme de l'accroissement de l'ovogonie, et se réalise sous l'impulsion communiquée par le nucléole aux éléments achromatiques de la vésicule réduite. Il se produit là une sorte de raccourcissement dans l'accomplissement de la double fonction de l'élément paranucléinien de l'ovogonie. Chez le Cilié, dont le macronucleus est déjà épuisé au moment de la conjugaison, la dernière fonction de cet élément, la division du corps cellulaire, ne s'accomplit plus.

Comme on le voit, M. Henneguy (23) a tort d'établir un rapprochement entre ses observations sur le corps vitellin de Balbiani et le métanucléole de M. Hæcker. Ce sont deux éléments différents. Le

corps vitellin est le centrosome qui a provoqué la *formation* de l'ovogonie ; le métanucléole de M. Hæcker est le nucléole de l'ovogonie, c'est-à-dire l'élément paranucléinien qui a présidé à l'*accroissement* de l'ovogonie, et qui émane de son noyau même.

L'histoire de la période d'accroissement de la spermatogonie ne diffère en rien à ses débuts, de l'histoire de la vie individuelle d'une cellule quelconque d'un Métazoaire destinée à se reproduire par voie mitosique. Contrairement à ce qui a lieu dans l'ovogonie jeune, chez *Styelopsis*, et conformément à ce qui se réalise dans la mitose ordinaire, la substance du centrosome qui a provoqué la formation de la jeune spermatogonie rentre manifestement à l'intérieur du noyau. Peu de temps après, il s'élabore, dans la chromatine du noyau au repos, un nucléole, qui préside à l'accomplissement de tous les phénomènes caractéristiques de l'accroissement du corps cellulaire et du noyau de la spermatogonie. Chez *Styelopsis* il se présente cependant une particularité remarquable que l'on ne rencontre pas ailleurs (*Ascaris* notamment) Les chromosomes primaires ne se dédoublent pas : j'attribue cette absence de formation des chromosomes secondaires au peu de développement que prend la charpente achromatique du noyau de la spermatogonie.

A la fin de la période d'accroissement, le nucléole, qui a achevé son rôle, disparaît comme tel, en même temps qu'apparaît, dérivant très probablement d'une partie au moins de la substance du nucléole, un élément paranucléinien de division (centrosome), qui, en se divisant successivement deux fois de suite, provoque une double division du corps cellulaire du spermatocyte, entraînant la répartition de la chromatine de ce dernier sur quatre spermatides égales, contenant chacune un chromosome primaire indivis. Pendant cette double division de maturation, il n'existe nullement de fuseau achromatique, circonstance que je rapproche du peu de développement de la charpente achromatique du spermatocyte et de l'absence de division longitudinale des chromosomes primaires.

La spermatide, correspondant à l'œuf mûr, possède, au moment de sa formation, un élément nucléaire renfermant un quart de la chromatine du spermatocyte de premier ordre, tout comme le noyau ovulaire renferme un quart de la chromatine de l'ovocyte de

premier ordre. Mais chez *Styelopsis*, elle renferme encore, à côté du noyau, un centrosome, issu de la moitié de la substance du centrosome du spermatocyte de second ordre. Cette différence n'existe pas dans l'œuf mûr des Métazoaires dont l'élimination des cellules polaires a lieu avec intervention de centrosomes ; dans ce cas, au moment de sa formation, il existe, à côté du noyau ovulaire, un centrosome, que l'on a appelé centrosome ovulaire ou ovocentre.

Chez *Styelopsis* le centrosome de la spermatide jeune ne tarde pas à se résorber entièrement dans le corps protoplasmique de la jeune spermatide au repos. J'ai tout lieu de croire cependant que chez certains Métazoaires, cet élément persiste non seulement dans le corps protoplasmique de la spermatide, mais encore dans le spermatozoïde lui-même.

Mais la spermatide est inapte à opérer la fécondation. Pour être à même de féconder, il faut : 1° qu'elle devienne une cellule motile ; 2° qu'elle engendre un centrosome (spermocentre) capable de déterminer la division du corps cellulaire de l'œuf fécondé.

Ces propriétés, la spermatide les acquiert en se transformant en spermatozoïde. Cette transformation, cette phase de la vie de l'élément sexuel mâle, qui n'a naturellement pas sa correspondante dans l'histoire de la vie de l'œuf, est donc un phénomène essentiel pour la fécondation. J'ai suivi de très près comment elle se réalise chez *Styelopsis*.

Dès qu'elle est au repos et que son centrosome s'est atrophié, la spermatide de *Styelopsis* constitue une petite cellule sphérique libre, dont le noyau, sphérique et relativement volumineux, est délimité par une très mince membrane achromatique Le chromosome s'est désagrégé en un grand nombre de microsomes chromatiques, colorés en violet (1) et disséminés sans ordre apparent dans l'espace nucléaire. Bientôt la spermatide, de sphérique qu'elle était devient fusiforme : l'une des extrémités du fuseau est plus effilée que l'autre : c'est la première ébauche du filament caudal. Alors le noyau prend peu à peu la forme d'un croissant, en même temps qu'il se colore très uniformément en brun foncé. Puis, tandis que la

(1) Toutes ces réactions sont indiquées d'après les préparations obtenues par la méthode de triple coloration (safranine, gentiane et orange) indiquée par M. Flemming, l'action de la gentiane ayant été assez longtemps prolongée (trois à cinq heures).

spermatide continue à s'effiler et que son noyau prend de plus en plus la forme d'un croissant, on distingue nettement dans le noyau, contre la membrane nucléaire, l'apparition d'un petit corpuscule, très réfringent sur le vivant et qui, par la méthode de FLEMMING, se colore en rouge brunâtre pâle : en même temps la coloration uniforme du restant de la substance colorable du noyau redevient nettement violette. J'interprête ces réactions en admettant que pendant que la spermatide subit ces premières modifications dans sa forme, il s'opère des changements importants dans la composition chimique de son noyau. Il semble que la chromatine ou nucléine (réaction violette) se transforme partiellement en paranucléine, qui se trouve d'abord mélangée à la nucléine (d'où la réaction brun-foncé) et qu'ensuite la paranucléine élaborée se sépare complètement de la nucléine pour se fixer exclusivement dans le corpuscule, qui se colore en rouge-brunâtre pâle.

Plus tard, pendant que le spermatozoïde continue à s'allonger et que son protoplasme se transforme surtout en la queue contractile de l'élément, le corpuscule rougeâtre sort du noyau qui est devenu le noyau de la tête du spermatozoïde ; il finit par être porté à l'extrémité antérieure de la tête du spermatozoïde, fixé au noyau de cette dernière. Ce corpuscule est le spermocentre, qui, d'après mes observations, chez *Styelopsis* est le seul agent de division du corps de l'œuf fécondé.

2. Avec beaucoup de raison, selon moi, M. BOVERI (7) a établi un rapprochement complet entre les phénomènes de la conjugaison et la formation des premiers individus d'un nouveau cycle, chez les Ciliés, d'une part, et les phénomènes de la fécondation et la formation des premiers blastomères, chez les Métazoaires d'autre part. C'est ce qu'il me reste à examiner et à étendre, en appliquant à ces phénomènes les vues théoriques que je viens d'exposer, concernant la signification du macronucleus et celle des éléments paranucléiniens qui y correspondent chez les Métazoaires.

Comme M. BOVERI, je prendrai plus spécialement pour type de comparaison, les phénomènes tels qu'ils s'accomplissent chez *Colpidium Colpoda*, d'après les études de M. MAUPAS (37), phénomènes qui d'ailleurs ne diffèrent que par une plus grande simplicité de ceux

qui se manifestent chez les autres Ciliés, et que nous ont fait connaître les superbes recherches de MM. MAUPAS et R. HERTWIG (30).

Pendant que le macronucleus de chacun des deux Ciliés en sizygie continue à dégénérer, le micronucleus principal se divise en *deux noyaux* dits de *conjugaison*. Pour tous les auteurs qui se sont occupés de la question, la destinée de ces deux noyaux constituerait l'essence de la conjugaison : l'un d'entre eux reste dans le conjugué dont il est issu (*noyau stationnaire*) ; l'autre passe dans l'autre conjugué (*noyau migrateur*). Après cet échange l'image des deux conjoints est la même que précédemment sauf que maintenant les deux noyaux dits de conjugaison, accolés pour former dans leur ensemble le *noyau* dit *conjugué* d'un même Cilié, dérivent de deux individus différents. Avec cet échange, le but du fusionnement partiel des deux conjugués est atteint : ils se séparent. Les deux noyaux dits de conjugaison, entrant dans la constitution d'un même noyau conjugué, ne fusionnent pas en réalité leurs parties constitutives ; mais ils se bipartissent l'un et l'autre sur deux noyaux-filles. Chacun de ces noyaux-filles est par conséquent formé, par moitié, par chacun des deux noyaux de conjugaison. Chez *Colpidium Colpoda*, chaque noyau-fille se divise à son tour en deux éléments nucléaires, dont l'un devient le macronucleus et l'autre, le micronucleus de l'un des deux infusoires-filles dérivant de l'un des ex-conjugués. En ce moment, chacun des ex-conjugués a donné naissance à deux individus capables de constituer, l'un et l'autre, la souche d'un nouveau cycle de générations agames.

Tels sont les faits ; passons à leur interprétation.

On admet généralement, qu'entre la conjugaison des Ciliés et la fécondation des Métazoaires il existe cette différence essentielle que dans la fécondation le noyau de chacun des produits sexuels mûrs (noyau ovulaire ou noyau spermatique) représente directement le noyau destiné à la copulation, tandis que dans la conjugaison, il se divise encore une fois avant l'acte comparé à la fécondation (1). Or, M. BOVERI démontre clairement par la comparaison avec ce qui se passe ailleurs, que cette différence n'existe pas en fait : dans la conjugaison des Ciliés, l'acte comparable à l'accolement du noyau

(1) Voir notamment l'intéressant rapport de M. R. HERTWIG, Befruchtung und Conjugation (*Verhandl. d. Deuts. Zool. Ges.*, 1892).

ovulaire et du noyau spermatique dans la fécondation, se confond, en réalité, avec la division du premier noyau de segmentation des Métazoaires. Les choses se passent absolument comme si les deux micronucleus principaux des deux conjugués s'accolaient l'un à l'autre, dans le pont de substance plasmique par lequel ils sont unis ; puis se diviseraient l'un et l'autre simultanément, comme cela a lieu pour le premier noyau de segmentation des Métazoaires, pour former deux noyaux mixtes, constitués, l'un et l'autre, par l'accolement de deux demi-noyaux d'origine différente. Chez le Cilié, le fusionnement des deux conjugués n'étant que partiel, ce processus est raccourci en ce sens que, suivant la loi d'économie, la moitié du noyau du conjugué qu'il aurait conservée (soi-disant noyau stationnaire) ne se déplace pas ; l'autre moitié seule (soi-disant noyau migrateur) se déplace. Il en résulte : 1° qu'il est inexact de comparer le noyau stationnaire du Cilié au noyau ovulaire du Métazoaire et le noyau migrateur du premier au noyau spermatique du second, l'échange, entre les deux Infusoires conjoints, de leurs noyaux migrateurs ne correspondant nullement à l'acte de la fécondation des Métazoaires, ou plus exactement à l'accolement du noyau ovulaire et du noyau spermatique dans l'œuf, mais bien à la formation des deux premiers noyaux de segmentation de l'œuf ; 2° que les éléments nucléaires des Ciliés comparables au noyau ovulaire et au noyau spermatique des Métazoaires sont les micronucleus principaux des deux conjugués ; chez les Ciliés, l'acte correspondant à l'accolement des deux pronucleus dans la fécondation des Métazoaires est représenté par le moment où les deux conjoints partiellement soudés ont, l'un et l'autre, un élément micronucléaire (noyau principal) actif, les différences consistant en ce que les deux éléments cellulaires accolés ne fusionnent pas complètement leur corps protoplasmique et en ce que les deux éléments micronucléaires actifs des deux individus mûrs ne s'accolent jamais intimement dans le pont protoplasmique d'union, mais restent à quelque distance l'un de l'autre ; 3° que la seule différence essentielle qui existe entre la conjugaison et la fécondation consiste en ce que, dans la première les deux cellules qui copulent ne sont pas différenciées sexuellement, tandis que dans la seconde, elles le sont ; 4° que les deux Ciliés sortant de conjugaison représentent, en fait, les deux premiers blastomères des Métazoaires, comme leurs noyaux dit conjugués, représentent les noyaux des

deux premiers blastomères ; 5° que, par conséquent, la première bipartition des deux ex-conjugués correspond à la segmentation en quatre de l'œuf fécondé du Métazoaire.

L'hypothèse que j'ai émise sur le double rôle joué par le macronucleus et les homologues de cet élément chez les Métazoaires me permet d'expliquer : 1° Comment il se fait que lors de la conjugaison des Ciliés les deux conjoints ne se fusionnent pas complètement, alors que dans d'autres conjugaisons de protozoaires, chez Noctiluque par exemple, d'après les recherches de M. Ischikawa (33), ainsi que dans la fécondation des Métazoaires, ce fusionnement a lieu. 2° Comment il se fait que la première bipartition du Cilié ne s'effectue pas dès que le noyau conjugué s'est divisé en deux micronucleus-filles, mais seulement lorsque chacun de ceux-ci a régénéré au préalable un macronucleus.

Dans la conjugaison des Ciliés, les deux individus conjugués ne fusionnent pas complètement leur corps protoplasmique parce qu'ils ne possèdent plus, ni l'un ni l'autre, de substance macronucléaire suffisamment active pour présider à ce phénomène végétatif, et capable d'agir ensuite, comme organe de division du corps protoplasmique, pour déterminer leur séparation ultérieure, leur macronucleus ayant épuisé toute son énergie fonctionnelle à l'accomplissement des phénomènes de maturation. Chez la Noctiluque il n'en est pas de même, attendu que nous voyons apparaître deux centrosomes immédiatement après le fusionnement des deux conjoints. Il n'en est pas non plus de même chez les Métazoaires, où le spermatozoïde tout au moins possède un élément paranucléinien, le spermocentre, qui lui permet de se fusionner avec l'œuf et qui provoque ensuite la segmentation du corps de l'œuf fécondé, en les deux premiers blastomères.

Enfin, le Cilié sortant de conjugaison (1) ne peut se bipartir, en dépit de la division de son noyau conjugué en deux noyaux-filles, que lorsque chacun de ceux-ci a régénéré, au préalable, un macronucleus, parce que ce dernier est indispensable à la division du corps cellulaire de l'organisme maternel.

(1) Le fait que la division du noyau conjugué du Cilié a lieu sans intervention d'un élément macronucléaire actif, tandis que la division du corps cellulaire de l'individu sortant de conjugaison ne peut se produire que quand il s'est régénéré un macronucleus aux dépens de chacun des deux noyaux-filles, prouve une fois de plus que le centrosome n'est pas nécessaire à la division du noyau, mais bien à la division du corps protoplasmique de la cellule.

Les expériences de M. Balbiani (2) sur la mérotomie des *Stentor* en voie de conjugaison sont en parfaite harmonie avec cette interprétation. Elles conduisent, en effet, à cette conclusion formulée par l'auteur (p. 73) : « Les fragments que l'on sépare par division artificielle sur un *Stentor* à l'état de conjugaison, se régénèrent lorsque les articles du noyau (macronucleus) que ces fragments renferment, présentent encore leur aspect clair et homogène, signe de leur vitalité, c'est-à-dire dans les stades du début de la conjugaison. Dans les stades plus avancés, quand ces articles ont pris un aspect grisâtre et granuleux, indice de leur désorganisation prochaine, la régénération des fragments n'a plus lieu, et ceux-ci se comportent exactement comme les fragments sans noyau des individus ordinaires. Ils présentent au bout d'un certain temps les mêmes phénomènes de dégénérescence du plasma, bientôt suivis de mort. Mais ces fragments récupèrent la propriété de se régénérer et de survivre lorsque le nouveau noyau ou noyau de remplacement a fait son apparition dans le plasma et exerce toutes les fonctions d'un élément actif comme il est dit ci-dessus. La signification physiologique de la conjugaison ressort nettement de ces faits expérimentaux ».

Une dernière observation. Comme on le voit, dans le cycle des générations agames du Cilié, le macronucleus débute par jouer son rôle de division et finit après avoir joué, pour une dernière fois, son rôle de centre régulateur des phénomènes végétatifs. De même, dans le cycle des générations agames d'un Métazoaire, le premier élément paranucléinien qui apparaisse, est un centre de division, le spermocentre, et le dernier, le nucléole de l'ovogonie, est un centre végétatif. Toutefois, chez le Métazoaire, je considère comme très probable qu'à chaque génération agame, sauf peut-être dans les divisions amitosiques et très probablement aussi dans les premières mitoses du cycle (segmentation), il se régénère un nouvel élément paranucléinien, ce qui n'a pas lieu chez les Ciliés.

Enfin, de même que chez le Cilié sortant de conjugaison le macronucleus est d'origine micronucléaire, de même chez les Métazoaires le nucléole et les centrosomes des cellules se différencient aux dépens de la portion micronucléaire des noyaux.

Liége, 20 Mars 1893.

Index bibliographique.

1. E. G. Balbiani. Recherches expérim. sur la Mérotomie des Infusoires ciliés. — *Recueil zool. Suisse*, t. V. Genève, 1888.

2. E. G. Balbiani. Nouvelles recherches expér. sur la Mérotomie des Infusoires ciliés. 1re Partie. — *Annales de micrographie*, t. IV, 1892.

3. R. Bergh. Recherches sur les noyaux de l'Urostyla grandis et de l'Urostyla intermedia — *Arch. de Biol.*, t. IX, 1889.

4. Th. Boveri. Zellenstudien. — *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, 1887.

5. Th. Boveri. Zellenstudien. — *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, t. 22, 1888.

6. Th. Boveri. Zellenstudien, III. — *Jenaische Zeitsch. f. Naturw.*, 1890, t. XXIV.

7. Th. Boveri. Art. *Befruchtung* dans : Ergebnisse der Anat. und Entwickl. de Bonnet et Merkel. Wiesbaden, 1892, t. I.

8. Burger. Ueber Attractionssphaeren in den Zellkörpern einer Leibesflüssigkeit. — *Anat. Anz.*, VI, 1891, n° 17.

9. Bütschli. Protozoa. — *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs.*

10. Bütschli. Gedanken über Leben und Tod. — *Zool. Anz.*, 1882, p. 64.

11. C. Chun. Die Canarischen Siphonophoren in monogr. Darst. — *Abh. Senckb. Nat. Ges. Frankfurt*, t. 16, 1891.

12. W. Flemming. Uber Theilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attractionssphæren. — *Arch. f. Mikr. Anat.*, t. 37. Bonn, 1891.

13. W. Flemming. Attractionssphæren und Centralkörper in Gewebs-und Wanderzellen. — *Anat. Anz.*, n° 3, 1891, t. VI.

14. W. Flemming. Ueber Theilung und Kernformen bei Leukocyten, und über deren Attractionssphæren. — *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXXVII, 1891.

15. W. Flemming. Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1891.

16. W. Flemming. Uber Zelltheilung. — *Verhandl. d. Anat. Gesellschaft. München*, 1891. Iéna, 1892.

17. W. Flemming. Art. *Zelle* dans Ergebnisse der Anat. und Entwickl. de Bonnet et Merkel. Wiesbaden, 1892, t. I.

18. J. Frenzel. Die nucleoläre Kernhalbirung. — *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXXIX, 1892.

19. A. Gruber. Uber künstliche Theilung bei Infusorien. *Biol. Centralblatt*, IV, n° 23, et V, n° 5, 1885.

20. A. Gruber. Beiträge zur Kenntniss der Physiologie und Biologie der Protozoen. *Berichte d. Naturf. Gess. zu Freiburg i. B.*, I, 1886.

21. M. Heidenhain. Uber die Centralkörperchen und Attractionssphæren der Zellen. — *Anat. Anz.*, 1891, p. 421, t. VI.

22. Henking. Uber plasmat. Strahlungen. — *Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges.*, 1891.

23. F. HENNEGUY. Le corps vitellin de BALBIANI dans l'œuf des Vertébrés. — *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, XXIXe année, 1893, n° 1.

24. F. HERMANN. Beiträge zur Histologie des Hodens. — *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXXIV, 1889.

25. F. HERMANN. Beitrag zur Lehre von der Enstehung der karyokinetischen Spindel. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXXVII, 1891, et *Münch. Med. Wochenschr.*, n° 47, 1890.

26. O. HERTWIG. Beitr. zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung der thier. Eies. — *Morph. Jahrb.*, t. IV, 1878.

27. O. HERTWIG. Vergleich der Ei-und Samenbildung bei Nematoden. — *Arch. f. mikr. Anat.*, t. 36, 1890.

28. O. HERTWIG. Die Zelle und die Gewebe. Iena, 1892.

29. R. HERTWIG. Ueber Kernstructur und ihre Bedeutung für Zelltheilung und Befruchtung. — *Gesellsch. f. Morph. und Phys. zu München*, 1888.

30. R. HERTWIG. Ueber die Conjugation der Infusorien. — *Abh. d. K. bayer. Akad. der Wiss.*, II cl., t. XVII. München, 1889.

31. V. HOECKER. Die Furchung des Eis von Æquorea Forskalea. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XL, 1892.

32. B. HOFER. Experim. Untersuch. über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma. — *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, t. XXIV, 1890.

33. C. ISCHIKAWA. Vorläuf. Mitth. über die Conjugationsersch. bei den Noctiluceen. — *Zool. Anz.*, n° 353, 1891.

34. C. F. JICKELI. Ueber die Kernverhältnisse der Infusioren. — *Zool. Anzeiger*, VIIe année.

35. Ch. Julin. Structure et développement des glandes sexuelles; ovogenèse et spermatogenèse chez *Styelopsis grossularia*. — *Bull. scient. de la France et de la Belgique*, t. XXV, 1892.

36. E. Maupas. Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. — *Arch. de Zool. expér. et gén.*, 2e série, t. VI, 1888.

37. E. Maupas. Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. — *Arch. de Zool. expér. et gén.*, 2e série, t. VII, 1889.

38. E. Metschnikoff. Embryologische Studien an Medusen. Wien, 1886.

39. Meves. Ueber amitotische Kerntheilung in den Spermatogonien des Salamanders, etc... *Anat, Anz.*, VI, 1891, n° 22.

40. M. Nussbaum. Ueber spontane und künstliche Zelltheilung. — *Sitzungsb. d. niederrh. Ges. f. Natur-und Heilk.*, 1885.

41. M. Nussbaum. Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. I. Die spontane und künstl. Theilung bei Infusorien. — *Arch. f. mikr. Anat.*, XXVI, 1886.

42. G. Platner. Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. III. Die direkte Kerntheilung in den Malpighi'schen Gefässen der Insekten. — *Arch. f. mikr. Anat.*, t. 33, 1889.

43. C. Rabl. Ueber Zelltheilung. — *Anat. Anzeiger*, t. IV, n° 1, 1889.

44. Solger. Zur Structur der Pigmentzelle. — *Zool. Anzeiger*, n° 324, 1889, p. 671.

45. Solger. Nachtrag zu dem Artikel « Zur Structur der Pigmentzelle ». — *Zool. Anzeiger*, n° 328, 1890, p. 23.

46. Solger. Zur Kenntniss der Pigmentzellen. *Anat. Anzeiger*, t. VI, 1891, n° 6.

47. TRINCHESE. I primi momenti dell' evoluzione nei Molluschi. — *Reale Academia dei Lincei,* 1879-1880.

48. C. VAN BAMBEKE et O. VAN DER STRICHT. Caryomitose et division directe des cellules à noyau bourgeonnant. — *Annales de la Soc. de Médecine de Gand,* 1891.

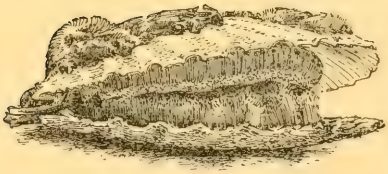
49. E. VAN BENEDEN et A. NEYT. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. — *Bullet. de l'Acad. des Sc. de Belgique,* 3e série, t. 14, n° 8. Bruxelles, 1887.

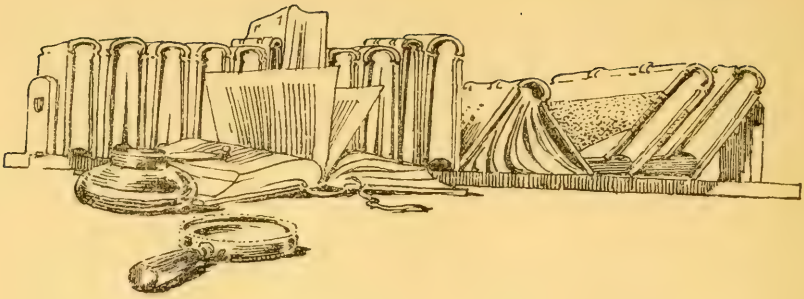
50. M. VERWORN. Psycho-physiol. Protisten-Studien. Experim. Unters, 1889.

51. M. VERWORN. Biologische Protisten-Studien — *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. XLVI, 1888 et t. L, 1890.

52. M. VERWORN. Die physiol. Bedeutung des Zellkerns. — *Arch. f. die Gesammte Physiol. des Menschen und der Thiere,* t. LI, 1891.

53. A. WEISMANN et C. ISCHIKAWA. Ueber die Paracopulationszelle im Daphnidenei. — *Zool. Jahrb.*, t. 4, 1889.





BIBLIOGRAPHIE.

A PROPOS DES « ÉLÉMENTS D'ANATOMIE COMPARÉE » DE M. RÉMY PERRIER.

Depuis vingt-cinq ans la philosophie zoologique a subi une transformation à ce point complète que, dans les mémoires originaux produits à l'heure actuelle, il est impossible de rencontrer une seule harmonie avec les théories si fortement charpentées par Cuvier. La remarque même serait tout à fait banale s'il ne s'agissait de mettre en regard de ce grand bouleversement d'idées le faible effet qu'il a produit sur la structure des œuvres didactiques et des traités destinés à l'enseignement. De même qu'il pourrait se rencontrer un philosophe qui, pour être moderne, consacrerait le premier chapitre d'un traité de psychologie à décrire le cerveau, ses fibres, ses cellules, etc., et n'en dirait plus ensuite un mot jusqu'à la fin du livre ; de même, il y a des zoologistes qui, après une profession de foi transformiste, composent et écrivent leur volume comme aurait pu le faire n'importe quel élève de Cuvier.

N'est-il pas vrai que, dans les traités contemporains, une préface, une introduction ou un premier chapitre explique que les espèces ne

sont pas fixes, que des variations se montrent d'une génération à l'autre, que la lutte pour la vie produit une sélection en laissant persister seulement certains êtres (ceux qui meurent vieux), ainsi qu'elle assure la persistance de certaines variations et par suite cause une certaine évolution? Pourquoi cette évolution est justement l'Évolution que l'Anatomie comparée, la Paléontologie, l'Embryologie retracent? Il n'est point question de cela. On ne peut demander aux traités de précéder la Science; ils ne peuvent encore que refléter les lueurs de l'aube darwinienne — merveilleuse aurore dont le premier éclat fut éblouissant, et dont la lumière ne nous suffit déjà plus. Sans doute aussi, dans ce manifeste qui ouvre les traités, la question n'est pas posée de savoir si, réellement, la sélection naturelle est bien la cause de l'évolution ou si elle n'en est pas plutôt l'effet; ou encore, si, généralement et pendant longtemps effet, elle ne peut, à un moment donné, devenir à son tour cause accélératrice pour achever (non pas déterminer) une évolution — si elle n'est pas, comme dit M. Giard, un facteur secondaire — et s'il ne conviendrait pas, dès lors, de faire une halte pour étudier plus à fond les facteurs primaires et voir refleurir les vieilles idées de Lamarck.

Donc, il est naturel que nous ne trouvions pas tout cela dans les livres d'enseignement; il est naturel que la théorie de l'Évolution soit posée dans la forme simple qu'elle avait sous la plume de Darwin; mais, cela étant, il n'en reste pas moins choquant de voir ensuite le règne animal divisé en 4, 7, 9 embranchements (le nombre n'y fait rien), chacun étant étudié en quelque sorte à huis clos, sans ouvrir les portes et les fenêtres qui donneraient, de chaque point, la vue panoramique sur le reste du monde. Je ne me dissimule pas les difficultés didactiques qu'il y aurait à rattacher toujours chacun des faits avec la théorie qui le domine; mais il faut que ces difficultés soient vaincues. Je sais encore que beaucoup d'audace est nécessaire (et je ne dis pas que cela suffise) pour briser de vieux moules et en fondre de nouveaux. Il y faudra venir pourtant; car c'est cette hérédité de traditions surtout qui retient les manuels de zoologie et d'anatomie si loin derrière la science du jour. On en sera facilement convaincu en songeant que les traités d'embryologie échappent beaucoup plus que les autres à une critique de ce genre; et si, sans doute, cela tient à ce que les données embryologiques constituent le fonds même des doctrines évolutionistes, cela tient aussi à ce que

cette science toute moderne ne traîne pas après elle un encombrant héritage du passé.

Est-il besoin de dire encore que pour écrire le traité complètement original dans la forme et dans le fond, que la philosophie nouvelle demande, il faudrait beaucoup d'autorité et beaucoup de savoir ? Mais l'autorité et l'érudition ne sont pas l'œuvre d'un jour et quel homme à l'âge où il les possédera sera capable encore de l'effort matériel, fastidieux et fatigant, que nécessite une pareille tâche ? Le livre risque de n'être jamais écrit. Si donc la perfection est pour le moins difficile à atteindre, il convient d'accueillir avec bienveillance les œuvres qui voient le jour ; et personne ne contestera que le fait seul de leur apparition doit leur être déjà compté pour une qualité considérable.

M. Rémy Perrier, qui n'est plus un jeune homme est encore un homme jeune ; il devait, en écrivant les deux volumes modestement intitulés « Éléments d'Anatomie comparée », regarder vers l'avenir plus que vers le passé et songer à mettre en belle lumière les hypothèses et les théories directrices et explicatives. Ce traité, après un rapide examen, semble à première vue, et pour la composition du moins, être en progrès sur ceux qui l'ont précédé, et ce n'est pas, je crois, un faible mérite.

L'idée générale d'évolution se répand sur l'ouvrage ; et l'auteur y a glissé, trop timidement peut-être, quelques paragraphes relatifs aux changements produits par les conditions physiques du milieu : pression (faunes abyssales), lumière (transparence des animaux pélagiques, mimétisme coloré. mimétisme formel) et par les conditions d'existence ou les habitudes (fixation, parasitisme, etc.). Indépendamment de son darwinisme très affirmé et de son néo-Lamarckisme plus hésitant, M. Rémy Perrier a pris encore pour guide une idée morphogénique spéciale, exprimée il y a plusieurs années par son frère, le Prof. Edmond Perrier, et désignée par lui sous le nom de Théorie des *Colonies animales*. Puisqu'il est convenu que parmi les qualités des êtres vivants : structure, couleur, forme, nutrition, sensibilité, mouvement, etc., les trois dernières constituent un domaine à part : la physiologie ; que l'étude de la structure est une science spéciale : l'histologie ; et puisque les propriétés de couleur et la large question des pigments ont à peine été effleurées par les recherches ; la question de forme est à l'heure

actuelle celle qui peut et même doit être traitée de la façon la plus complète et la plus accessible, et l'on conçoit très bien la préoccupation de trouver une loi simple pour relier entre elles les expressions morphologiques ramenées déjà à quelques prototypes, par tous les efforts depuis ARISTOTE jusqu'à CUVIER.

Qu'une pareille loi doive être cherchée? Cela n'est pas douteux. Que tous les efforts faits dans ce but soient utiles? Cela n'est pas douteux encore. Dire que ceux dont il s'agit sont, dès maintenant, couronnés de succès; c'est une autre question que je ne veux pas traiter ici. Au demeurant, ce serait une idée bien pessimiste que la croyance au succès définitif, et qui condamnerait la science à n'évoluer jamais plus et à ne plus progresser. Serions-nous donc les derniers hommes qui aurions vu le dernier progrès?

M. RÉMY PERRIER, du reste, n'est point un sectaire; le principe qu'il admet, il ne cherche point à l'imposer au lecteur; en vérité même, il l'emploie peut-être pour la disposition des chapitres et pour l'ordre des sujets à traiter plus que pour l'interprétation intime des faits eux-mêmes. Et cela produit, quoiqu'à un degré beaucoup moindre, l'effet, dont je parlais au début, d'un manque de fusion des faits avec la théorie; celle-ci apparaît à la façon d'un épiphénomène dont la suppression sans doute ferait perdre au livre quelque chose; mais ne le changerait pas radicalement. Il faut dire, pour être juste, que ce défaut, si c'en est un, est compensé par la qualité correspondante, c'est-à-dire par la forme critique avec laquelle les hypothèses sont présentées et discutées.

Bien qu'il n'en soit pas l'auteur, la théorie des Colonies animales constitue, malgré les réserves que je viens de faire à ce sujet, la principale originalité didactique du livre de M. RÉMY PERRIER. Si l'on veut réduire cette doctrine à ses propositions fondamentales, on observe que:

α. Il y a des cormus, des colonies, des êtres coloniaux produits par bourgeonnement sur un premier être (quelles que soient d'ailleurs sa forme et sa complication). Dans beaucoup de cas, on peut voir une division du travail amener un polymorphisme entre les parties de la colonie, les rendre plus dépendantes les unes des autres, produire, si l'on veut, une nouvelle individualité. C'est, on le voit, un cas du phénomène général de la transformation de l'homogène en hétérogène.

β. D'autre part, il y a certains animaux formés de parties qui se répètent assez manifestement pour qu'on doive les croire toutes typiquement semblables. Ce sont les êtres métamériques. La division du travail entre ces parties amène un polymorphisme entre elles, par suite une plus grande dépendance réciproque ; il se forme une individualité plus compacte. Donc là encore changement d'homogène en hétérogène.

La théorie coloniale consiste à identifier : 1° nouvelle individualité (coloniale) avec individualité plus compacte (métamérique) ; 2° par suite métamérie et bourgeonnement. Ce qui revient à conclure de l'identité des deux hétérogènes obtenus à l'identité des deux homogènes qui en ont été le point de départ.

A coup sûr c'est une idée brillante, tellement originale même qu'en bonne logique elle paraît *a priori* arbitraire, et si l'on doit l'admettre et surtout l'admettre comme formule explicative, il importe qu'elle soit démontrée *a posteriori* avec d'autant plus de rigueur et de précision qu'elle est plus inattendue. La démonstration a-t-elle été fournie ou prévoit-on du moins qu'elle le sera bientôt ? Au nom de quel criterium donner ici une réponse catégorique ? Peut-on même faire autre chose que de porter le débat sur un autre terrain ?

Il est, en tous cas, aisé d'observer que par les principes de la morphogénie coloniale on est presque toujours conduit à considérer des formes compliquées comme primitives et des formes simples comme simplifiées (Phylogénie des Pathelminthes). — Loin de considérer les phénomènes d'accélération embryonnaire comme exceptionnels, ou tout au moins comme ayant besoin d'être expliqués par d'autres, la théorie les invoque souvent et les invoque comme explicatifs (théorie des Coralliaires, théorie de la Méduse, etc.). — Il y a tendance à concevoir les développements embryonnaires comme plus typiques que les développements larvaires et quelques appendices ou quelques cils acquis pour la vie libre comme capables d'obscurcir le sens de l'ontogénie plus que l'acquisition du vitellus. Les développements dans une poche incubatrice semblent même les plus clairs de tous, et comme sûrement les organes incubateurs sont d'acquisition récente, on se demande si l'on n'est pas exposé à prendre pour prototype (comme par exemple chez les Mammifères) un œuf qui a acquis puis perdu du vitellus ; c'est-à-dire une complication du 3e degré pour un phénomène primitif.

Quoi qu'il en soit, la question se ramène à l'étude critique des principes de l'embryologie. Et si nous ne voulons rien conclure quant au fond, il est intéressant au moins de remarquer, à ce propos, combien maintenant toutes les questions se tiennent. Quelle que doive être la solution elle sera générale ; en un mot, il y a des sciences naturelles au même titre et pour les mêmes raisons qu'il y a des sciences physiques.

M. Rémy Perrier a donc pris position dans une foule de questions importantes et délicates ; et comme sans doute j'aurais pris un tout autre parti que le sien, je pourrais maintenant discuter l'une après l'autre chacune de ses conclusions particulières relativement à la morphogénie de chaque type : Coralliaire, Échinoderme, Vertébré, etc. En retrouvant la divergence originelle de nos principes jusque dans les dernières applications qu'en fait l'auteur, il faut bien que je constate la logique avec laquelle il a conduit son plan.

C'est cette logique sans doute qui lui fait décrire la *Gastrula* (p. 32) comme un être triploblastique. Du coup se trouve tranchée la question de l'origine du feuillet moyen autour de laquelle gravitent tous les problèmes morphogéniques actuels. Et comme pour l'auteur ces problèmes sont résolus par la blastogenèse, non seulement la question des feuillets manque d'intérêt, mais même elle ne se pose pas.

Il faut dire maintenant que le livre peut rendre de grands services, même si l'on ne veut pas en suivre les conclusions, car elles sont généralement exposées en plus petits caractères, de sorte qu'on pourra toujours distinguer les hypothèses et les faits. Ceux-ci sont décrits dans une langue facile et très claire ; de nombreuses figures (plus de 700) intercalées ajoutent naturellement encore à la précision du texte. La plupart des chapitres sont pour les faits au courant des travaux récents ; l'auteur s'est évidemment donné la peine de dépouiller beaucoup de mémoires originaux et les lecteurs lui en sauront gré. Grâce à cela, le Traité joint à ses autres qualités le mérite d'être une source considérable de renseignements nouveaux. Il convient encore de louer l'auteur de sa sincérité scientifique ; pas une idée, un fait non classique encore, une figure nouvelle ne sont mis en œuvre sans nom d'auteur ; il n'y a donc ni plagiat, ni pillage, ni démarquage — et cela n'est point tout à fait banal. Avec ces indications du reste, et pour peu qu'ils aient la pra-

tique des travaux bibliographiques, les lecteurs, désireux d'examiner plus à fond quelques points, peuvent rapidement recourir aux documents originaux.

Parmi les chapitres, celui des Arthropodes nous semble mériter une mention spéciale ; ainsi que celui des Mollusques pour lequel l'auteur avait une compétence particulière. Peut-être est-il à regretter que justement ce chapitre manque d'un résumé un peu synthétique ou un peu schématique sur l'ensemble du groupe.

Les Vertébrés sont assez longuement traités, et s'il est permis d'y constater quelques lacunes (théorie des arcs hémaux, théorie du proatlas, etc.), il faut néanmoins rendre à M. Rémy Perrier la justice de convenir qu'il était difficile de mieux résumer un grand nombre de questions encore mal fixées, encore à l'étude, encore discutées.

F. Houssay.

Lille Imp. L. Danel.

SUR LA DÉTERMINATION ET LA SYNONYMIE DE QUELQUES HOLOTHURIES,

PAR

R. KŒHLER,

Professeur à la Faculté des Sciences de Lyon.

Les Holothuries comptent parmi les animaux dont la détermination offre la plus grande difficulté. Cependant les corpuscules calcaires des téguments, dont la forme est ordinairement caractéristique pour chaque espèce, fournissent à la spécification des caractères très précis qui facilitent la reconnaissance des espèces. Certes, ces éléments ont été souvent décrits et figurés avec plus ou moins d'exactitude, mais ce qui rend les déterminations particulièrement laborieuses, c'est une synonymie fort embrouillée dans laquelle il est bien difficile, à celui qui n'est pas versé dans l'étude des Echinodermes, de se reconnaître. Les premiers observateurs ont décrit les Holothuries d'après la forme extérieure, qui ne fournit pas de caractères précis, et qui s'altère dans les liquides conservateurs au point de devenir absolument méconnaissable. Plus tard, quand les naturalistes se furent rendus compte de l'importance des corpuscules calcaires pour la classification, ils rectifièrent et complétèrent les anciennes descriptions, mais d'une manière parfois très

malheureuse, les corpuscules d'une espèce étant souvent attribués à une autre. De nouvelles espèces furent découvertes, tandis que d'anciennes espèces étaient décrites plusieurs fois de suite sous des noms différents. Il semble que certains auteurs, même très modernes, aient voulu, comme à plaisir, compliquer la synonymie en créant des noms nouveaux pour des espèces qu'ils ne se donnaient pas la peine d'homologuer à celles déjà connues. Les mêmes termes spécifiques ont été appliqués à 5 ou 6 espèces différentes, et, réciproquement, d'anciens noms dont on a jamais su au juste la vraie signification, tels que *Cucumaria pentactes,* ont été conservés. Bref, la synonymie des Holothuries est très embrouillée. Les travaux de Ludwig et de Marenzeller, ont singulièrement contribué à l'éclaircir, mais l'accord n'est pas encore définitivement fait entre zoologistes. Ainsi, tout récemment, Norman soulevait une discussion à propos de la détermination de certaines espèces de *Cucumaria* et d'*Holothuria* (1); d'autre part, dans son ouvrage récent sur les Echinodermes d'Angleterre, Jeffrey Bell établit, au sujet d'une espèce de *Cucumaria*, une synonymie qui n'est pas à l'abri de tout reproche.

Je voudrais examiner ici de plus près la valeur de quelques espèces litigieuses et discuter certaines difficultés de synonymie sur lesquelles les deux savants anglais ne me paraissent pas avoir suffisamment insisté. Les espèces dont je veux parler appartiennent aux genres *Cucumaria* et *Holothuria*, qui sont, à beaucoup près, les plus riches en espèces parmi les Holothuries. Comme c'est principalement dans la détermination des espèces de ces deux genres que l'on rencontre les difficultés que je signalais plus haut, j'ai pensé rendre service à quelques zoologistes en faisant suivre cette courte notice d'une table dichotomique permettant la détermination des espèces de *Cucumaria* et d'*Holothuria*, qu'on rencontre sur nos côtes. Je réserve la description détaillée et les dessins de ces espèces pour un ouvrage étendu, qui paraîtra prochainement, mais j'ai cru devoir accompagner ces tableaux de détermination de quelques figures qui en faciliteront l'usage.

*
* *

(1) Norman. — *Cucumaria Montagui* Fleming, and its synonymy. *Ann. and Mag. of Nat. History.* (6) Vol. XII. 1893.

Cucumaria (Colochirus) Montagui. — Cucumaria Lefevrei.

La synonymie du *Col. Montagui* a été établie récemment par MARENZELLER. Cette espèce a été décrite très exactement par HÉROUARD qui, tout en reconnaissant qu'elle n'était pas nouvelle, lui avait néanmoins appliqué un nom nouveau *(Col. Lacazei)*. Le terme spécifique qu'il lui a attribué et qui surcharge inutilement la littérature zoologique, doit être abandonné et remplacé par celui de *Montagui* sous lequel cette Holothurie a été décrite pour la première fois par FLEMING.

Je n'aurais pas parlé de cette espèce dont les dénominations successives ont été si bien discutées par MARENZELLER, si NORMAN et G. BELL n'avaient de nouveau introduit une confusion à propos de cette Holothurie, le premier dans sa note sur la synonymie du *Col. Montagui* et le second dans son catalogue des Echinodermes anglais du British Museum.

NORMAN affirme que *Cuc. Montagui* et *Cuc. Lefevrei* constituent une seule et même espèce : or ces deux formes ont des caractères si différents qu'on les distingue à première vue, lorsque l'on peut comparer entre eux des exemplaires authentiques de chaque espèce. La *Cucumaria Montagui* offre, en effet, les caractères d'un *Colochirus*, genre dans lequel on doit la faire rentrer ; les deux ambulacres dorsaux portent des tubes papilliformes rétractiles espacés, disposés en zigzag au moins dans les régions moyenne et postérieure, et bien différents des tubes ambulacraires du trivium qui sont serrés et disposés sur deux rangées. La *Cuc. Lefevrei* a les tubes ambulacraires de même forme dans les cinq ambulacres et elle possède en outre, dans les zônes interambulacraires, des tubes minces et grêles, particularité qui pourrait la faire placer dans le sous-genre *Semperia*. En outre, les tubes génitaux du *Col. Montagui* sont *piriformes*, très renflés à l'extrémité, tandis que ceux de la *Cuc. Lefevrei* sont simplement tubuleux. Je n'ai pas à insister sur les différences de forme qu'offrent, dans ces deux espèces, les dépôts calcaires des téguments ; ils ont été décrits en détail par BARROIS et par HÉROUARD : je rappellerai toutefois que

le type de ces dépôts, chez le *Col. Montagui*, est un corpuscule en forme de lunette qui est le point de départ de plaques à contours variables offrant trois et parfois quatre orifices (1). Ces plaques à quatre orifices ont quelque analogie avec celles de la *Cuc. Lefèvrei* : cette ressemblance est d'ailleurs très superficielle et les plaques à quatre orifices de la première ne portent jamais les tubercules qui caractérisent les plaques de cette dernière ; c'est elle sans doute qui a induit NORMAN en erreur. Il est évident pour moi que cet auteur n'a eu entre les mains que des exemplaires à différents âges, d'une seule et même espèce et que tous étaient des *Col. Montagui.*

J. BELL applique le nom de *Cuc. pentactes* à une Holothurie qui n'est autre que le *Col. Montagui.* Sa description est tout à fait insuffisante et la figure où il représente l'animal entier n'indique pas son caractère extérieur le plus saillant, c'est-à-dire la différence de forme des appendices ambulacraires des faces dorsale et ventrale; mais les dessins très nombreux et très exacts qu'il donne des spicules ne laissent aucun doute à cet égard. D'ailleurs, parmi les synonymes de *Cuc. pentactes* que cite BELL, nous trouvons le *Fleurilardé,* DICQUEMARE et *Cuc. Montagui*, FLEMING. J'ajouterai que le terme de *Cuc. pentactes* paraît être d'un usage courant en Angleterre, pour désigner l'Holothurie que j'appelle, avec MARENZELLER, *Col. Montagui,* car j'ai reçu du laboratoire de Plymouth un échantillon étiqueté *Cuc. pentactes* et qui est bien un *Col. Montagui.* MARENZELLER a déjà fait remarquer que le mot *pentactes* devrait être banni, une fois pour toutes, de la nomenclature zoologique, car il est impossible de savoir quelle est l'espèce à laquelle LINNÉ l'avait appliqué. Ce terme a été attribué successivement aux *Cuc. frondosa, elongata, cucumis,* etc., et il en résulte la plus grande confusion.

Je partage complètement la manière de voir de MARENZELLER sur la suppression du mot *pentactes,* mais je ne saurais reprocher à J. BELL de l'avoir employé s'il en avait précisé exactement la valeur par une synonymie correcte. Or il donne comme synonyme de *Cuc. pentactes* (c'est-à-dire de *Col. Montagui*, FLEMING), *Cuc.*

(1) Voir fig. 1, page 360.

elongata, Düben et Koren. Cette dernière espèce est en effet celle que Forbes a décrite sous le nom de *Cuc. pentactes*, mais ses caractères, nettement établis par Düben et Koren, confirmés ensuite par Sars et par Marenzeller, en font une espèce bien distincte, et pas plus que la *Cuc. Lefevrei*, la *Cuc. elongata* n'a rien de commun avec le *Col. Montagui*.

En revanche J. Bell place à la suite de la description des *Psolus*, et comme forme *incertæ sedis*, le *Colochirus Andersoni* qui n'est autre que le *Col. Montagui*, et qui aurait dû, par conséquent, trouver sa place parmi les synonymes de sa *Cuc. pentactes*.

Il faut donc rétablir de la manière suivante la synonymie du *Col. Montagui*:

Le Fleurilardé, Dicquemare, 1778;
Cucumaria doliolum, Règne animal de Cuvier, 1817;
Holothuria Montagui, Fleming, 1823;
Cucumaria pentactes, var. *Montagui*, Fleming, 1828;
Cucumaria Dicquemarii, Blainville, 1834 (non Sars, 1857);
Colochirus Andersoni, Lampert, 1885;
Colochinus Lacazei, Hérouard, 1887;
Cucumaria pentactes, J. Bell, 1893.

*
* *

Holothuria Forskâli; Holothuria Polii.

L'identité des *Holothuria Forskâli*, Delle Chiaje, *H. catanensis*, Grube et *H. nigra*, Kinahan, a été établie d'une manière indiscutable par Marenzeller et par Norman. Le premier terme étant plus ancien doit prévaloir dorénavant. Mais après avoir remarqué que l'Holothurie des côtes anglaises connue sous les noms de *Nigger* et de *cotton-spinner* devait être rapportée à *H. Forskâli (H. catanensis)*, Norman trouve que les Holothuries envoyées par la Station Zoologique de Naples sous le nom de *H. Polii*, ne

diffèrent pas de l'*H. Forskåli*. Aussi se pose-t-il la question suivante : Qui a raison dans la déterminaison de l'*H. Polii*? Est-ce la Station Zoologique de Naples ; — et dans ce cas l'*H. Polii* avec ses téguments très pauvres en corpuscules calcaires devrait être confondu avec l'*H. Forskåli ;* — ou sont-ce les auteurs, tels que Ludwig, Marenzeller, Théel, qui attribuent à la première espèce des plaques ovalaires perforées et des tourelles qui ne se trouvent pas dans les échantillons de Naples envoyés comme *H. Polii* ?

L'étude que j'ai faite de différentes Holothuries fournies par la Station de Naples, et leur comparaison avec des échantillons que j'ai recueillis en Méditerranée ou que je dois à l'obligeance de Marenzeller, me permettent de répondre à la question posée par Norman. C'est la Station Zoologique de Naples qui a fait une erreur de détermination. Les caractères de l'*H. Polii* ont été très exactement indiqués par les naturalistes cités plus haut, et l'espèce se trouve à Naples comme dans l'Adriatique, mais elle est livrée par la station de Naples, sous le nom de *H. Stellati*, tandis que les échantillons étiquetés *H. Polii* sont en réalité des *H. Forskålii*. L'identité des Holothuries livrés par Naples sous le nom de *H. Stellati* avec *H. Polii* ne fait aucun doute pour moi. Ces Holothuries ont le corps violet-noir couvert d'appendices ambulacraires, très serrés sur la face ventrale et terminés par une extrémité blanche qui tranche nettement sur la coloration générale foncée du corps. Les corpuscules calcaires, qui ne se rapportent pas du tout à ceux de l'*H. Stellati*, répondent parfaitement aux descriptions des auteurs et comprennent de nombreuses plaques offrant ordinairement six orifices, accompagnés de corpuscules turriformes dont le disque est anguleux et la tige peu développée.

*
* *

L'ancien genre *Cucumaria* a été démembré en un certain nombre de sous-genres : *Cucumaria*, s. str., *Colochirus*, *Ocnus* et *Semperia*, d'après des caractères qu'il est parfois difficile d'apprécier. Le genre *Colochirus*, créé par Troschel en 1846, renferme des formes dont les deux ambulacres dorsaux portent des papilles au lieu de tubes ambulacraires. Ce genre doit être conservé et le

caractère sur lequel il est fondé se reconnaîtra facilement dans tous les cas. Ce n'est pas toujours le cas pour le genre *Ocnus* dont la création est due à FORBES. Ce naturaliste y rangeait des Holothuries dont les tubes ambulacraires sont disposés en une seule rangée ou un zigzag, au moins sur la face dorsale. Or, lorsqu'il s'agit de faire l'application de ce caractère, on rencontre parfois de grandes difficultés, telle espèce offrant des tubes ambulacraires dorsaux disposés en une seule série ou en zigzag dans le jeune âge et en deux séries à l'état adulte. C'est ce qui arrive, par exemple, pour la *Cucumaria Kirschbergii* qui a été placée par certains auteurs dans le genre *Ocnus* (MARENZELLER) et par d'autres dans le genre *Cucumaria* (HELLER, THÈEL). Je crois qu'il n'y aurait aucun inconvénient à supprimer ce genre dans l'énumération des espèces de nos côtes.

Quant au genre *Semperia* dont la création est plus récente, il comprend des *Cucumaria* qui portent des tubes ambulacraires dans les aires interambulacraires. Ces tubes interambulacraires sont parfois très nombreux et bien développés, comme dans la *Cuc. (Semperia) syracusana,* où leur existence saute aux yeux, mais il n'en est pas de même chez la *Cuc. (Semperia) frondosa* où ils sont petits et peu nombreux, et surtout chez la *Cuc. Lefevrei* où il est très difficile de les apercevoir, du moins chez les individus conservés. Néanmoins ils existent, et si l'on accepte la validité du genre *Semperia*, on doit y ranger la *Cuc. Lefevrei* ainsi que l'a fait HÉROUARD (1). Mais comme l'appréciation de ce caractère peut laisser quelque doute, je ne l'utiliserai pas dans l'établissement de la clef dichotomique qui suit.

Je remets également à plus tard la discussion de la validité du sous-genre *Sporadipus*.

*
* *

(1) Je conserve à cette espèce le nom qui lui a été appliqué par BARROIS. HÉROUARD avait cru devoir le remplacer par celui de *Drummondi*. Or il n'est pas certain que l'espèce décrite par BARROIS réponde à l'*Holothuria Drummondi* de THOMPSON ; de plus, comme l'a fait remarquer récemment MARENZELLER, ce terme de *Drummondi* est maintenant attribué par tout le monde à une Aspidochirote ayant plus de 10 tentacules et qu'on range habituellement dans le genre *Phyllophorus*.

Clef pour la détermination des espèces du genre *CUCUMARIA* (s. lat.)

1 Appendices ambulacraires constitués par des tubes sur la face ventrale et par des papilles ou des tubes papilliformes sur la face dorsale ; tubes génitaux terminés par une extrémité renflée, piriforme et aplatie : corpuscules calcaires en forme de lunette ou dérivés de cette forme.

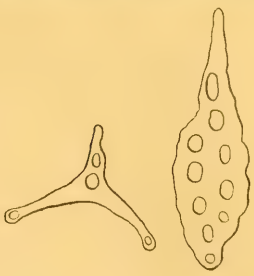
Fig. 1

C. (Colochirus) Montagui Fleming (fig. 1). Atlantique.

Les appendices ambulacraires ont la même forme dans les cinq ambulacres..... 2

2 Dépôts calcaires des téguments formés de plaques oblongues, percées de deux rangées d'orifices et dont l'une des extrémités se continue par un prolongement en pointe ; des spicules à trois branches.

Fig. 2



C. Kirschbergii, Heller (fig 2). Méditerranée.

Les dépôts calcaires ne comprennent pas de plaques oblongues avec prolongement en pointe à l'une des extrémités..... 3

3 { Dépôts consistant en plaques de forme indéterminée ou irrégulière, minces, aplaties, généralement grandes, larges, percées de nombreux orifices, accompagnées ou non de corbeilles réticulées..... 4

Dépôts calcaires de forme régulière et définie, consistant en spicules, en corbeilles ou en plaques épaisses, garnies de tubercules arrondis... 8

4 { Les corpuscules calcaires sont formés de plaques exclusivement..... 5

De grandes plaques dans les régions profondes des téguments et des corbeilles dans la couche superficielle 6

5 { Plaques lisses et planes; des spicules à trois branches dans les tubes ambulacraires.

C. Hyndmanii, Thompson (fig. 3). Atlantique, Méditerranée.

Fig. 3

Plaques couvertes de dépôts secondaires formant des mailles réticulées plus ou moins développées.

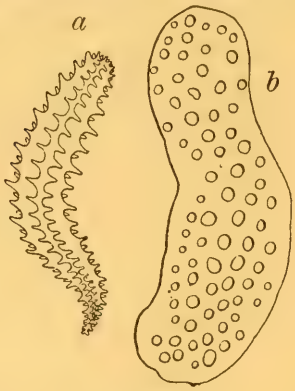
C. frondosa, Günner (fig. 4). Atlantique (1); Méditerranée.

Fig. 4

(1) *C. frondosa.* Les dépôts calcaires peuvent faire complètement défaut, et cela arrive souvent dans les gros échantillons dont les téguments sont tout à fait mous. Toutefois, les dépôts manquent rarement dans les tentacules et l'on trouve habituellement, dans leur partie basilaire, les plaques caractéristiques de l'espèce. Je n'ai trouvé dans les auteurs aucun bon dessin de ces plaques. Celui de Düben et Koren est tout à fait insuffisant; ceux qu'a donnés J. Bell dans ses *British Echinoderms* sont exacts, mais ils ne se rapportent qu'à un stade jeune des corpuscules. L'auteur anglais ne figure en effet que des plaques perforées, garnies de petites éminences coniques, toutes semblables. Or, à mesure que la plaque se développe, ces éminences grandissent et se réunissent les unes aux autres pour former des masses calcaires réticulées, de forme irrégulière, qui viennent se surajouter à la plaque primitive. Ce sont ces corpuscules composés qui sont véritablement caractéristiques de la *C. frondosa.*

6 Tubes ambulacraires gros, coniques, non rétractiles, peu nombreux, disposés en zigzag plutôt qu'en deux rangées distinctes (fig. 5 *a*); plaques calcaires particulièrement grandes et longues (fig. 5 *b*).

Fig. 5.

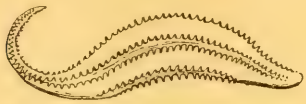


C. tergestina, Sars. Méditerranée (1).

Tubes très nombreux et serrés, petits, courts, disposés en deux rangées 7

7 Corps allongé ; région postérieure prolongée en un processus caudal ; plaques très grandes ; cercles des corbeilles portant des dents ou des crénelures sur leur bord externe.

Fig. 6



C. elongata, Düben et Koren. (fig. 6). Atlantique ; Méditerranée.

Fig. 7

Corps ascidiforme ; extrémité postérieure raccourcie ; plaques de moyenne grosseur ; cercle des corbeilles à bord externe lisse ou portant de petits lobes.

C. cucumis, Risso. (fig. 7). Méditerranée ; Atlantique.

(1) *C. tergestina.* Dans la caractéristique qu'il a donnée de cette espèce et qui a été reproduite par divers auteurs, Sars indique deux rangées de tubes ambulacraires. Tous les échantillons que j'ai eus entre les mains et qui provenaient, soit de la Méditerranée, soit de l'Adriatique, avaient les tubes disposés en zigzag dans les cinq zônes ambulacraires. Il est possible que les tubes forment deux rangées distinctes sur les gros échantillons. Quoi qu'il en soit, la grandeur, la forme conique, la non-retractilité, et le petit nombre de ces tubes, sont des caractères qui suffisent amplement pour faire reconnaître extérieurement cette espèce.

8 Certaines plaques sont très volumineuses et ont la forme de cônes de sapin. (fig. 8)..... 9

Pas de corpuscules en forme de cônes de sapin... 11

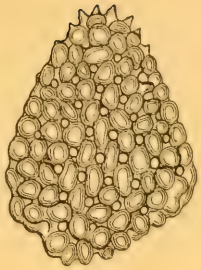


Fig. 8

9 Tubes formant plus de deux rangées dans les ambulacres et n'existant pas dans les aires interambulacraires.

C. Grubii, Heller. Méditerranée.

Tubes ne formant pas plus de deux rangées dans les ambulacres, et disséminés dans les zones interambulacraires .. 10

10 Corps large, trapu, tubes disséminés à peu près uniformément dans les cinq zones interambulacraires ; des corbeilles réticulées dans la couche externe des téguments.

C. (Semperia) Syracusana, Grube. Méditerranee.

Corps ascidiforme ; tubes interambulacraires moins nombreux sur la face dorsale ; des plaques à bords épineux dans la couche externe des téguments.

C. (Semperia) Köllikeri, Semper. Méditerranée.

11 Animaux dépassant à peine deux centimètres de longueur ; tubes ambulacraires dorsaux disposés en une seule rangée ou en zigzag (1).

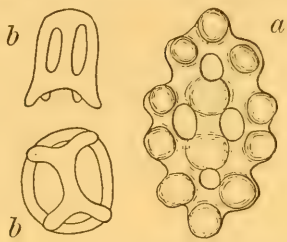
C. lactea, Forbes. Atlantique, Méditerranée.

Animaux de grande taille dont les tubes ambulacraires sont disposés sur deux rangées..... 12

(1) Les plaques calcaires, arrondies, pourvues de gros tubercules, ressemblent beaucoup à celles de la *C. Planci* que représente la fig. 10.

12 Les plaques calcaires, tuberculeuses, n'ont, sauf quelques exceptions, que quatre orifices et leur forme est oblongue (fig. 9 *a*) ; corbeilles grandes, à baguettes calcaires épaisses et fortes (fig. 9 *b*) ; plaques radiales pharyngiennes à deux pointes.

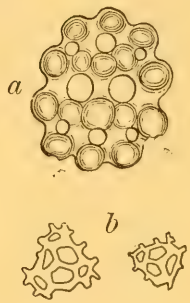
Fig. 9



C. (Semperia) Lefevrei, Barrois, Atlantique.

Les plaques calcaires, couvertes de gros tubercules, ont habituellement huit orifices (fig. 10 *a*) ; corbeilles petites et délicates (fig. 10 *b*); plaques pharyngiennes radiales à une seule pointe.

Fig. 10



C. Planci, Brandt.
Atlantique; Méditerranée.

* * *

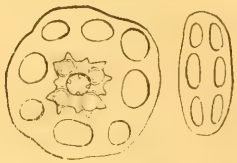
Clef pour la détermination des espèces du genre *HOLOTHURIA*.

1 Tous les appendices ambulacraires sont des papilles ayant la même forme sur la face dorsale que sur la face ventrale ; les dépôts calcaires consistent en corpuscules turriformes bien développés et en plaques ovales à six orifices ; des organes de Cuvier.

H. impatiens, Gmelin (fig. 11). Méditerranée ; Atlantique.

Les appendices ambulacraires ont une forme différente sur la face dorsale et sur la face ventrale, cette dernière portant des tubes ambulacraires et la face dorsale des papilles 2

Fig. 11



2 Corpuscules calcaires des téguments d'une seule sorte, très petits, peu abondants, offrant le plus ordinairement quatre orifices symétriques (ce sont des corpuscules turriformes atrophiés sur lesquels on retrouve parfois des vestiges de la tourelle) ; téguments très mous, de couleur foncée, généralement noirs ; papilles dorsales blanches à l'extrémité ; des organes de CUVIER.

Fig. 14

H. Forskåli, DELLE CHIAJE (fig. 12). Atlantique ; Méditerranée.

Corpuscules calcaires nombreux offrant au moins deux formes différentes..... 3

3 Des organes de CUVIER..... 4
Pas d'organes de CUVIER..... 9

4 Holothuries de petite taille ; corpuscules turriformes bien développés ; leurs disques offrent huit trous périphériques disposés régulièrement, et leurs tourelles, longues et minces, ont plusieurs barres transversales ; couleur jaune ou brune.

Fig. 13

H. Helleri. MARENZELLER (fig. 13). Méditerranée.

Holothuries de grande taille ; disques des corpuscules turriformes offrant un cercle unique d'orifices..... 5

5 Corpuscules turriformes petits, à disques épineux ou crénelés sur les bords; extrémités des appendices ambulacraires, tubes et papilles, d'une couleur blanche qui tranche nettement sur la coloration générale violette ou noire, très foncée, des téguments.

Fig. 14

H. Polii, DELLE CHIAJE (fig. 14). Méditerranée.

Corpuscules turriformes grands, disques à bords lisses ou ondulés ; papilles dorsales très développées, nombreuses, disposées en séries ; tubes ambulacraires très serrés ; couleur jaune ou brune.

Fig. 15

H. Sanctori, DELLE CHIAJE (fig. 15). Méditerranée.

6 Dépôts calcaires de trois sortes : des corpuscules turriformes à disques épineux ou crénelés sur les bords, des plaques allongées pourvues de 6-16 orifices disposés en deux séries et des bâtonnets elliptiques épais, non perforés, garnis de petites épines.

Fig. 16

H. tubulosa, Gmelin (fig. 16). Méditerranée ; Atlantique.

Corpuscules calcaires de deux sortes..... 7

7 Les dépôts calcaires consistent en spicules branchus ou ramifiés de formes diverses, et en corpuscules turriformes, dont les disques, généralement épineux, offrent au centre quatre grands trous séparés par des trabécules à angle droit et 4-8 trous périphériques plus petits. **H. tremula,** Günner (fig. 17). Atlantique.

Dépôts calcaires formés de corpuscules turriformes petits et de plaques perforées.

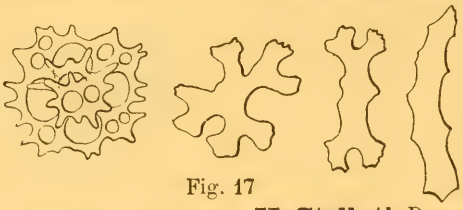


Fig. 17

H. Stellati, Delle Chiaje. Méditerranée (1).

Lyon, Juillet 1894.

(1) Cette espèce ne diffère de l'*H. tubulosa*, dont elle se rapproche beaucoup, que par l'absence de bâtonnets épineux dans les téguments, mais les corpuscules turriformes et les plaques perforées ont la même forme que dans cette dernière espèce.

Peut-être faudrait-il ajouter aux espèces françaises l'*H. mammata* qui a été décrite par Grube en 1840 et qui n'avait pas été revue jusqu'au jour où Ludwig pensa l'avoir retrouvée dans des échantillons provenant de Naples. Les tentacules sont en forme de bouclier, non ramifiés à l'extrémité, mais simplement lobés, à pédoncule très épaissi. La face dorsale est couverte de papilles, disposées régulièrement en cinq ou six rangées, ayant 4 millim. de largeur à la base et 3 millim. de hauteur. Les tubes ambulacraires de la face ventrale sont espacés. Il y a plusieurs canaux du sable à droite et à gauche et leur nombre varie avec les individus. La face dorsale est d'une couleur rouge-brun, la face ventrale est plus claire et tachetée. Longueur 8-11 centimètres; largeur 2-3, 5 centimètres.

Ludwig n'a pas trouvé de corpuscules calcaires dans les téguments, et il estime que cette absence tient à l'action du liquide conservateur, de telle sorte qu'il sera assez difficile de reconnaître cette espèce. Théel, dans les *Reports* du Challenger, indique l'existence de petits corpuscules turriformes et de dépôts voisins de ceux de l'*H. tubulosa.*

Cette espèce se rapporte sans doute à l'*H. mammilata,* trouvée à Nice par Risso, mais la description donnée par cet auteur est trop incomplète pour qu'il soit possible de faire une identification certaine.

DE LA NATURE DES PHÉNOMÈNES AUDITIFS,

RÉFUTATION DE LA THÉORIE DE HELMHOLTZ,

PAR

PIERRE BONNIER.

Il existe deux procédés d'investigation scientifique, l'observation et la dialectique, dont on peut dire qu'ils sont d'autant meilleurs qu'ils deviennent moins personnels.

Les méthodes graphiques, la photographie, les réactifs chimiques, physiques et physiologiques de toute nature, en un mot l'intervention de plus en plus générale du machinisme dans la production scientifique, offrent aujourd'hui au chercheur une rectitude et une sécurité que l'observation personnelle ne devait jamais lui assurer. De même la dialectique a pris elle aussi une forme impersonnelle ; elle s'est désindividualisée pour devenir l'expérimentation, c'est-à-dire une dialectique qui fait la part aussi grande que possible aux arguments impersonnels, à la logique, au déterminisme même des phénomènes évoqués par nous.

Il n'est pas de bonne expérimentation sans dialectique préalable, et c'est encore à la dialectique qu'il appartient d'interpréter les résultats de l'expérimentation. La personnalité du chercheur intervient avant et après, mais l'expérimentation n'est-elle pas une dialectique impersonnelle où se manifeste l'inconsciente logique des faits ?

Les faits répondent toujours, et toujours clairement, à une question bien posée et l'expérimentation n'est pas autre chose que la position d'une question préalablement raisonnée. Il s'agit de parler aux faits leur langage, de savoir les interroger et surtout de les laisser parler d'eux-mêmes.

Inversement, il n'est pas pour la dialectique personnelle de meilleure école que l'expérimentation ; car c'est à cette école que le déterminisme des faits forme notre raisonnement et nous met dans l'esprit un peu de cette logique impassible, impersonnelle, naturelle plutôt qu'humaine, qui seule est vraiment scientifique.

Mais il est bien des cas où l'expérimentation n'est guère réalisable, et où nous ne savons comment faire parler les faits. Les phénomènes du fond de l'oreille en sont un exemple. Les papilles convexes, concaves ou spirales du labyrinthe semblent se refuser à toute intrusion expérimentale ; et l'on comprend en effet que la moindre entreprise sur cette région, chez l'animal vivant, troublerait à tel point les conditions physiologiques du fonctionnement labyrinthique, que les résultats mêmes de l'expérimentation la plus prudente seraient forcément suspects ou incompréhensibles. Quant aux expériences faites sur le cadavre, elles s'adressent à un organe dépourvu des conditions indispensables à son fonctionnement : les muscles tenseurs ont perdu leur tonicité, la régulation vaso-motrice ne se fait plus, la tension des liquides n'a plus sa valeur utile, etc. Ces expériences n'ont même pas une valeur négative.

D'autre part on n'examine pas objectivement le fond de l'oreille comme celui de l'œil. Il reste la clinique; mais nous y avons pour notre part rencontré tant de symptômes complexes dont l'apparition et la disparition étaient liées à des variations fonctionnelles de l'oreille, et ces symptômes sont encore si peu reconnus par la généralité des cliniciens comme irradiations de troubles auriculaires ou sympathies fonctionnelles, que nous devons hésiter à les utiliser dans une démonstration de nos vues personnelles sur la physiologie de l'oreille.

Ce n'est donc pas par voie expérimentale que nous sera révélée la nature intime des phénomènes auditifs ; et ce serait, à notre avis, se fermer à plaisir l'esprit à toute recherche scientifique que d'exiger en tout le contrôle expérimental. La plus exacte et la plus conjecturale à la fois des sciences, l'astronomie, est toute d'observation

et de dialectique ; elle échappe à l'expérimentation directe. Nous devons donc nous soucier médiocrement du reproche que l'on nous peut faire d'apporter une théorie de l'audition sans expérimentation à l'appui ; car, d'une part, ce reproche pourrait s'adresser à tous ceux qui ont cherché à soumettre à la méthode inductive ce qui se refusait à l'expérimentation, et c'est le cas de tous ceux qui se sont occupés de l'audition ; et, d'autre part, nous ne nous sommes servis que des données anatomiques les plus généralement contrôlées et admises, en leur appliquant les propriétés physiques qu'il est impossible de leur refuser.

C'est qu'en effet, à défaut de cette dialectique impersonnelle qu'est l'expérimentation, il nous reste cependant un procédé dialectique qui réduit à son minimum l'intervention personnelle : c'est l'*analogie*. Il est permis de supposer que si tel phénomène exige pour se produire certain ensemble de conditions et se manifeste dès qu'elles sont réunies, il nous suffira de mettre en évidence, à défaut du phénomène lui-même, les conditions de sa réalisation pour conclure à l'existence du phénomène qu'elles déterminent. En un mot nous poserons la question de la mécanique auriculaire sans attendre d'autre réponse que celle que nous offrent, dans d'autres appareils, les phénomènes suscités par des conditions analogues, mais sur un terrain qui nous est plus accessible.

C'est d'ailleurs ce procédé d'analogie qu'a employé Helmholtz, il y a vingt-cinq ans; et l'on doit d'autant plus volontiers le considérer comme le meilleur qu'il n'en existe pas d'autre. Seulement, la question peut être posée autrement qu'il ne l'a fait.

Si le caractère véritablement séduisant de l'hypothèse de Helmholtz peut suffire à nous expliquer la faveur avec laquelle l'accueillirent les physiciens et même les physiologistes, à qui elle offrait les apparences d'une théorie explicite et relativement définitive des phénomènes intimes de l'audition, il est aussi permis d'y voir la raison de la stagnation presque absolue de la physiologie auriculaire depuis un quart de siècle, au milieu du courant qui emporte actuellement toute la physiologie à la suite des investigations de plus en plus instantes de l'anatomie microscopique et du contrôle clinique et expérimental.

Cette heureuse théorie, qui aujourd'hui encore règne presque sans conteste, repose sur trois hypothèses fondamentales que nous allons

chercher à détruire pour leur substituer trois hypothèses contraires sur lesquelles nous élèverons une autre théorie.

Longtemps avant HELMHOLTZ, on avait supposé qu'il y a dans l'appareil cochléaire autant de segments percepteurs différents qu'il y a de *degrés* dans l'échelle tonale ; c'est-à-dire qu'à chaque périodicité de l'ébranlement sont attribués des segments définis de l'échelle papillaire. En second lieu on a toujours supposé que l'agent physique extérieur, l'ébranlement sonore, va exciter directement, sans subir de modification *dans sa nature*, l'appareil sensoriel percepteur ; c'est-à-dire que c'est l'ébranlement sonore lui-même qu'analysent les papilles. Enfin, depuis HELMHOLTZ, on admet une assimilation aussi étroite que possible entre certains éléments de l'appareil cochléaire et les appareils connus en physique sous le nom de *résonnateurs*.

Nous voudrions montrer au contraire : 1° qu'il n'y a aucune raison de supposer que tous les points de la papille cochléaire ne sont pas *également* aptes à percevoir les ébranlements de toute périodicité et que sur ce point l'appareil auditif ne fait pas exception à la règle commune des appareils sensoriels ; 2° que ce n'est pas l'ébranlement sonore lui-même qui intéresse les papilles auditives, mais un autre ébranlement de *nature différente*, bien que dérivé de lui ; 3° que la papille cochléaire est assimilable non aux résonnateurs, mais aux appareils *enregistreurs*.

*
* *

Est-il tout d'abord nécessaire de supposer, comme l'a fait HELMHOLTZ, séduit sans doute par l'analyse toute physique que les résonnateurs réalisaient d'un ébranlement complexe, que notre appareil auditif *décompose* l'ébranlement en ses éléments harmoniques ? Les résonnateurs de toute forme, diapasons, cordes, boîtes, cylindres, lames ou sphères, ont la propriété de tirer de la forme, de la périodicité et de l'intensité d'un ébranlement, les éléments de vibrations pendulaires dont leurs qualités physiques propres offrent les conditions. C'est ce qui constitue la vibration dite *par influence*. Nous verrons plus loin si l'appareil auditif réalise des conditions analogues.

Mais si, au lieu de vouloir introduire trop intégralement la physique des instruments dans la physiologie des organes, on avait tout d'abord posé la question d'une façon avant tout physiologique, on eût remarqué que dans aucun cas les appareils sensoriels n'offrent autant de variétés d'éléments analyseurs qu'il y a de degrés dans une même modalité d'irritation sensorielle. Avons-nous autant de sortes d'éléments tactiles distribués sous nos téguments, qu'il y a pour nous de degrés de température, d'humidité, à analyser ? Ne doit-on pas admettre au contraire que chaque point de notre surface tactile est apte à percevoir sur place toutes les nuances de la sensibilité à la chaleur ou à l'humidité ? L'accumulation des éléments sur un même point de la surface sensorielle se rapporte non à une meilleure analyse de la modalité, mais à la délicatesse des localisations, c'est-à-dire à l'analyse du relief, de l'image, de la forme.

Pour la vue, peut-on admettre qu'il y ait dans notre rétine autant de segments analyseurs qu'il y a de nuances dans toute l'étendue du spectre ; et n'est-il pas plus vraisemblable que chaque point de notre rétine, sinon, d'après certaines hypothèses que nous n'avons pas à discuter, chaque élément rétinien, soit capable d'enregistrer toutes les nuances de la modalité lumineuse ? Ici encore l'accumulation des éléments sert à définir non la modalité, mais la distribution dans l'espace de l'image objective, la forme.

Pourquoi alors supposer qu'il existe dans l'oreille et en particulier dans le limaçon autant de segments analyseurs qu'il y a de degrés dans l'échelle tonale, et admettre qu'à l'instar des résonnateurs chaque segment vibrera par influence pour un certain système harmonique , et ne vibrera que pour celui-là ? Sans doute la distribution sériaire des éléments cochléaires poussait à cette hypothèse, mais nous verrons que l'examen des données anatomiques, telles qu'on les possède aujourd'hui, s'y oppose absolument.

N'est-il pas plus rationnel, a priori, d'admettre que dans tous les appareils sensoriels, chaque élément est capable de l'analyse de toutes les nuances d'une même modalité sensorielle, de toutes les nuances d'intensité dans cette même modalité ; que la distribution topographique des éléments sur une surface sensorielle correspond à l'analyse non de la modalité ni de l'intensité, mais de l'image qui

résulte de la juxtaposition des perceptions élémentaires, et que l'accumulation des éléments répond à une plus grande délicatesse dans la définition de l'image tactile, visuelle ou auditive.

Avant d'établir l'analogie entre un appareil sensoriel et des appareils de laboratoire, il importe selon nous de rechercher tout d'abord son analogie avec les autres appareils sensoriels mieux connus ou plus simples. Or cette analogie nous fait supposer que chaque point de la papille cochléaire doit être capable de percevoir toutes les variations et les tonalités de l'ébranlement sonore.

Quand une température se mêle à une autre, nous prenons la notion de ces deux températures confondues, c'est-à-dire d'une troisième température. Notre tactilité permet-elle que nous retrouvions dans cette dernière les quantités qui correspondent à chacune des températures composantes ? Aucunement. Nous ne décomposons pas la température. Pas davantage l'hygrométricité. Quand notre œil perçoit une nuance colorée plus ou moins complexe, ce n'est que par un effort d'attentivité centrale et surtout par éducation, que nous pouvons imaginer la proportion des tonalités diverses qui la composent ; nous ne les analysons pas. Rien n'a pu établir suffisamment jusqu'ici que notre rétine opèrât différemment pour les tonalités simples ou pour les composées ; comme pour les températures qu'analyse le tact, toute nuance est une somme, un degré d'une échelle sensorielle plus ou moins étendue, avec son intensité variable; et chaque élément possède individuellement toutes les qualités d'analyse qui caractérisent l'appareil dont il fait partie. Dans un même appareil sensoriel tous les éléments se valent, morphologiquement ; pourquoi leur refuser l'équivalence physiologique ?

De même pour le goût, de même pour l'odorat. On n'imagine pas qu'il y ait dans nos papilles olfactives ou gustatives autant de variétés d'éléments analyseurs spéciaux qu'il y a de réactifs dans le laboratoire d'un expert. Rien en tout cas ne devait le faire supposer. Pourquoi l'a-t-on admis pour l'oreille ? L'histologie le permet-elle ?

Nous verrons que la structure de l'oreille ne prêtait à cette supposition que de très vagues vraisemblances, et que l'hypothèse de Helmholtz était purement physique, aucunement physiologique.

*
* *

En second lieu, si l'on a pu comparer avec raison l'oreille à une machine, on eût du le faire plus exactement. Dans une machine à vapeur par exemple, il est évident que la chaleur est bien l'agent qui provoque la mise en mouvement de tout le système mécanique, et qu'elle va se répandre dans tout l'appareil qu'elle échauffera, depuis la chaudière jusqu'aux tiroirs, aux pistons, aux bielles et aux roues. Mais ce n'est pas la chaleur qui fait directement tourner les roues, c'est une nouvelle force produite par la chaleur, c'est la tension de la vapeur qui va développer une pression que la disposition de la machine pourra utiliser d'une façon appropriée.

Dans l'oreille, l'ébranlement sonore est également l'agent qui parcourra tout l'appareil des formations organiques, avec une vitesse de propagation qui variera selon le milieu qu'il traversera, depuis l'air qui baigne le méat, jusqu'aux terminaisons nerveuses et au delà. Mais cet ébranlement rencontre des milieux inertes et suspendus et il se produit une nouvelle forme d'oscillation, une nouvelle force que l'inertie des milieux aériens, solides et liquides de l'oreille pourra utiliser également d'une façon plus physiologique. Sans aucun doute l'ébranlement sonore passe au niveau des papilles, mais est-ce bien lui qui les excite? Il nous suffira de comparer le travail produit à ce niveau par l'ébranlement sonore d'une part et d'autre part par la force née de lui.

Il est sans doute impossible d'évaluer exactement le travail produit par l'ébranlement sonore au niveau des papilles labyrinthiques, mais l'on peut cependant rechercher, sinon la valeur, du moins la signification qu'il convient, dans ce cas particulier, d'attribuer à la formule $\frac{1}{2} m v^2$.

L'ébranlement sonore sollicite tout d'abord l'*inertie moléculaire* des milieux qu'il parcourt . C'est la conduction sonore qui est ici en jeu. L'ébranlement passe de molécule en molécule et sollicite *successivement*, et non simultanément, l'inertie de chacune d'elles. Sa vitesse de propagation, qui est grande dans les milieux gazeux extérieurs et dans l'air du conduit, devient plus grande encore au niveau des articles solides de la caisse et de ses parois, moindre toutefois dans les milieux liquides de l'oreille interne. Mais ce n'est pas cette vitesse de propagation qui intervient dans la formule du travail. En effet, sur le parcours de l'ébranlement, chaque molécule s'écarte de sa position d'équilibre, la retrouve, la dépasse, et oscille ainsi plus ou moins selon l'intensité de l'ébranlement et selon une périodicité qui varie avec la sienne.

Au niveau des papilles, le travail qui peut se produire est donc égal à la moitié du produit de la faible masse des quelques molécules liquides qui baignent le filet nerveux, par le carré de la vitesse du déplacement vibratoire de celles-ci, — vitesse qui, relativement à celles que nous allons examiner plus loin, n'est jamais considérable, même sous les ébranlements sonores les plus intenses.

Cette circulation de l'ébranlement sonore à travers les milieux auriculaires est toujours réalisée, indépendamment des qualités physiologiques de l'organe ; et l'on peut même admettre que l'oreille qui conduit le mieux le son est loin d'être celle qui entend le mieux ; et plus une oreille est sclérosée, rigide, ossifiée, c'est-à-dire moins elle est bonne, plus elle conduit intégralement le son.

Le travail produit par la sollicitation de l'inertie moléculaire ne peut donc être considérable. Il en est tout autrement quand l'ébranlement sollicite un corps dont l'*inertie totale,* celle de la masse prise en bloc, peut être influencée par la périodicité de l'ébranlement. C'est ainsi que le moindre son transmis par l'air pourra faire vibrer de fortes cordes, d'énormes diapasons, si l'inertie totale, indépendamment de leur inertie moléculaire, se prête pour ces corps à des oscillations synchrones de celles que provoque l'ébranlement propagé. En est-il de même, comme on l'a admis, des éléments de l'oreille ?

Les partisans de la vibration par influence directe de l'ébranlement sonore ont appliqué leur hypothèse à toutes les parties de l'oreille. Le tympan a été considéré comme présentant, grâce à la différence de ses tensions radiales, les conditions de vibrations par influence pour des sons d'acuité différente ; on a supposé de plus que le tenseur accommodait la tension tympanique pour des sons de périodicité variable, sans tenir aucun compte des énormes différences qui existent entre les périodicités de tous les sons qui composent un même timbre et que le tympan doit accueillir simultanément. Pour les osselets, on n'a pas fait les mêmes tentatives, mais pour l'oreille interne, il était naturel de chercher à retrouver des conditions physiques en accord avec l'hypothèse en faveur.

En 1683, du Verney, qui croyait le limaçon plein d'air, admettait que la lame spirale vibrait en recevant sur ses deux faces le « frémissement » de l'air, communiqué par le tremblement de la fenêtre ovale et de la fenêtre ronde. « Enfin, ajoute-t-il, cette lame

n'est pas seulement capable de recevoir les tremblements de l'air, mais sa structure doit faire penser qu'elle peut répondre à tous leurs caractères différents ; son état plus large au commencement de la première révolution qu'à l'extrémité de la dernière, où elle finit comme en pointe, et les autres parties diminuant proportionnellement de largeur, on peut dire que les parties les plus larges pouvant être ébranlées sans que les autres le soient, ne sont capables que de frémissements plus lents, qui répondent par conséquent aux tons graves, etc. » Le Cat (1767) reprit l'idée de du Verney et dit « qu'on voit clairement que la lame spirale du limaçon est faite pour être « trémoussée » par l'impulsion de l'air intérieur qui l'environne ».

Carus (1828) pensait également que des sections limitées du cône cochléaire accueillaient des sons de périodicité définie.

Ces premières hypothèses attribuaient la vibration par influence aux parties rigides surtout. Ils est évident que l'ébranlement peut se propager de l'air à des milieux solides et les faire osciller; mais la lame spirale peut-elle être réellement regardée comme un appareil oscillant ? Ses dimensions, qui varient relativement peu de la base au sommet, lui permettraient-elles de vibrer par segments pour des périodicités qui, d'après l'échelle tonale, varient de 1 à plus de 2000 ? Un si petit appareil rigide pourrait-il vibrer à l'unisson d'un trente-deux pieds d'orgue ? Il en est de même pour les différents calibres du canal cochléaire osseux. Il n'y a pas de rapports entre les plus grandes des dimensions de ces appareils et la périodicité des sons les plus graves ; il n'y a pas non plus proportionnalité entre l'échelle tonale et la série des dimensions.

Hasse attribua la vibration par influence aux parties molles, à la membrane de Corti. Il renonça à cette hypothèse que nous ne discuterons pas. Helmholtz (1862) la reportait à la série des piliers externes de l'arche de Corti, et démontrait si luxueusement leurs propriétés vibratoires, que sans la remarque que fit Hasse que les oiseaux en manquaient, la théorie aurait survécu. Or, elle est passible des objections que l'on a pu adresser aux premières ; mais nous ne la discuterons pas, son auteur l'ayant abandonnée. Remarquons seulement que sans l'objection tirée de l'anatomie comparée, cette hypothèse d'ordre purement physique aurait trouvé place comme sa cadette dans la physiologie classique.

Les mensurations de HENSEN permirent à HELMHOLTZ de reporter de nouveau la vibration par influence à un autre appareil, la membrane basilaire. Mais celle-ci étant plus large vers le sommet du limaçon, les sons graves sont perçus à ce niveau. MOOS et STEINBRUGGE ont publié l'observation d'un homme qui avait perdu l'audition des sons aigus et qui présentait une lésion marquée des parties du limaçon qui avoisinent la fenêtre ronde, c'est-à-dire la base. Ce fait anatomo-pathologique semblerait d'accord avec l'hypothèse de HELMHOLTZ-HENSEN, mais il en a lui-même peu de valeur. La clinique otologique nous montre en effet fréquemment la diminution de la perception des sons aigus coïncidant avec des troubles variés de l'appareil auriculaire, et même variant avec certains troubles vasculaires . Elle peut être très prononcée et disparaître subitement comme nous l'avons observé une fois, à la reprise du flux hémorrhoïdaire, par exemple.

Il est certain que la membrane basilaire pouvait être divisée en segments vibrants différents, par le fait de sa forme spirale et par celui de ses dimensions radiales, de beaucoup inférieures à sa dimension longitudinale ; et l'on sait qu'une telle membrane, dont une dimension est de beaucoup inférieure à l'autre, vibrera comme si elle était tendue dans le sens de sa plus petite dimension. Il n'était pas besoin d'invoquer les détails de sa structure, car les fameuses cordes de NUEL, qui ne sont que des épaississements dans le sens radial de la couche hyaline qui recouvre la membrane, ne dépassent guère les piliers externes, et par conséquent ne peuvent être considérées comme tendues, n'ayant qu'une seule insertion fixe. De plus elles n'occupent que le cinquième de l'épaisseur de la membrane. Il est difficile de leur attribuer la propriété de vibrer isolément et même de vibrer de n'importe quelle façon. BAER l'avait montré, et P. MEYER remarque : « En somme, cette membrane fort peu élastique, d'une épaisseur très appréciable, superficiellement striée, composée de diverses couches dont, disons-le en passant, l'épaisseur varie avec l'âge : tel est, en dernière analyse, l'appareil auquel on voudrait rapporter nos plus fines sensations auditives ». P. MEYER diminue un peu ici les qualités d'oscillation de la membrane basilaire, comme il exagèrera plus loin celles des cils terminaux des cellules de CORTI, qu'il n'hésite pas à comparer à de véritables tiges d'acier.

En réalité, la membrane basilaire constitue un délicat appareil de suspension de la papille cochléaire, qui assure à celle-ci une assez remarquable liberté d'inertie, comme nous le verrons plus loin.

Mais, même en attribuant aux divers segments de la membrane la propriété de vibrer par influence comme autant de cordes isolées de longueur différente, nous savons, par HENSEN lui-même, que la dernière corde, au sommet du limaçon, ne serait que douze fois plus longue que la première, à la base. Elle correspondrait donc à un son douze fois plus grave ; et nous voilà encore bien loin de notre échelle tonale dont le son le plus grave l'est près de trois mille fois plus que le son supérieur de nos perceptions auditives.

Il n'y a donc pas encore ici proportionnalité entre l'échelle de dimensions et l'échelle tonale. Il n'y en a pas davantage entre les dimensions des appareils vibrants et le diapason de nos perceptions auriculaires. Sans doute le son grave d'un grand tuyau d'orgue pourra être produit par la lame beaucoup plus petite d'un harmonium, mais il est véritablement impossible de trouver dans l'oreille un appareil physique de résonnance dont les dimensions puissent accueillir un son si grave. Et cependant nous le percevons.

Le nerf lui-même serait-il capable d'une assimilation spéciale à chaque périodicité ; est-ce que chaque ton, selon l'expression de J. MÜLLER, éveille sa sensation particulière ? Les terminaisons nerveuses jouissent-elles, comme l'a admis HERRMANN, d'une propriété analytique indépendante de l'élasticité mécanique ? Mais alors pourquoi ce dispositif compliqué, quand une simple papille réunissant des éléments capables de réagir à toutes les périodicités de l'échelle tonale suffirait à toutes les analyses ? Dans tous les cas, ces trois hypothèses sont distinctes de la théorie de la vibration par influence, et de plus il est assez difficile même de les discuter, car si elles créent pour l'appareil auriculaire un procédé d'analyse absolument analogue à ce que nous savons des autres appareils sensoriels, où chaque nuance dans la même modalité sensorielle est perçue indifféremment par chaque élément, comme nous l'avons observé déjà plus haut, elles ne rendent pas compte du rôle de ce remarquable dispositif organique.

La vibration par influence a encore été attribuée par WALDEYER et PAUL MEYER, son élève, aux cils qui surmontent les plateaux cupulaires des cellules sensorielles. Comme leurs longueurs diffèrent, on peut les supposer appropriés à accueillir différentes périodicités.

Nous répéterons encore les mêmes objections que pour les autres appareils.

Remarquons en outre que ces fins pinceaux ciliaires existent dans toutes les papilles labyrinthiques et qu'ils sont formés de cils beaucoup moins rigides que n'aime à les représenter P. Meyer. Si la coupe histologique les montre courts, raides, dépassant peu le plateau réticulaire, nous savons depuis les belles recherches d'Howard Ayers, qu'à l'état physiologique ils sont extrêmement longs, plongés dans la masse de la membrane de Corti, qu'ils contribuent à former, au point qu'Ayers les poursuit jusqu'à leur insertion sur la bandelette sillonnée. Il est difficile d'y trouver les conditions de vibrations isolées, car ils sont flexueux, forment ensemble une masse cohérente qui se séparera, au moment de la coupe, de ses insertions cupulaires plutôt que de se laisser diviser ou de perdre son insertion supérieure sur la protubérance de Huschke.

La théorie des vibrations ciliaires remonte aux remarquables expériences de Hensen sur les Mysis et les Palæmons, qui ont joué un rôle vraiment déplorable dans la physiologie auriculaire, en laissant considérer un phénomène purement physique comme une spécialisation physiologique. Tout d'abord l'analyse des trépidations n'est pas l'audition, et si les longueurs des formations ciliaires suffisaient à l'enregistrement des ébranlements de toute périodicité, pourquoi, encore une fois, ce complexe appareil de formations si régulières, quand une simple papille épithéliale, réalisant un complet assortiment de cils de longueurs variées, suffisait largement ?

D'ailleurs, la physiologie des appareils auriculaires des Invertébrés ne nous apprend rien sur l'audition, puisque, comme nous l'avons démontré ailleurs, ces animaux n'entendent pas, selon toute vraisemblance, mais se bornent à percevoir les trépidations. C'est ce qu'avait pressenti Ch. Nodier, dans sa conversation avec de la Mettrie, quand il disait : « N'en est-il pas de même de l'araignée, si sensible aux moindres ébranlements, qu'à la vibration d'une voix ou d'un instrument qui fait frémir sa toile, elle se précipite, ou plutôt se laisse tomber au centre où convergent tous ses rayons, ce qui lui a valu, assez ridiculement, selon moi, la réputation de musicienne ».

Cette même réputation, toutes les papilles labyrinthiques, qui sont pourvues de cils, en ont joui ; et on pourrait l'étendre à toutes les cellules ciliées de l'économie. Il s'agit d'un phénomène de trépidation

et non de perception auditive. Quant aux cils des papilles labyrinthiques, nous savons qu'ils contribuent à former les membranes tectoriales, et en particulier celle de Corti, et qu'il est véritablement impossible de retrouver dans ce feutrage compact la moindre velléité de vibration par influence.

Laissons donc de côté cette hypothèse, qui laissait considérer l'ébranlement sonore comme éveillant directement la vibration par influence chez des formations diverses de l'oreille interne. Elle n'a produit rien de satisfaisant au point de vue physiologique, tout en abusant singulièrement des données purement physiques en les pliant de force aux nécessités d'une conformation anatomique qui ne pouvait s'y prêter.

*
* *

Voyons maintenant si, de même que la chaleur peut mettre en mouvement une machine grâce à la production d'une force appropriée qui dérive d'elle, l'ébranlement sonore fait naître, en traversant les milieux auriculaires, une autre forme d'activité appropriée aux conditions physiologiques de l'organe sollicité.

On doit remarquer que ces milieux auriculaires sont suspendus et susceptibles d'oscillations en totalité, en masse. L'air du conduit est libre au niveau du méat, et jouit au niveau du tympan d'une certaine liberté que lui laissent l'élasticité et les déplacements de la membrane. Les milieux solides de la caisse oscillent sur leurs ligaments suspenseurs et se déplacent en totalité. Les liquides de l'oreille interne, enfermés dans la capsule labyrinthique aux parois rigides, trouvent des points d'échappement au niveau des aqueducs, de la fenêtre ronde ; et le liquide peut refluer vers ces orifices de recul à la moindre poussée de l'étrier.

Les milieux suspendus jouissent d'une inertie totale considérable. puisque leur masse est la somme des masses moléculaires que nous considérions précédemment dans l'examen de la propagation de l'ébranlement. Cette inertie totale va entrer en jeu sous les sollicitations périodiques de l'ébranlement sonore.

a) — Au niveau du méat , l'air du conduit ne prête guère aux sollicitations de l'ébranlement que son inertie moléculaire ; mais au niveau du tympan la masse aérienne présente son minimum de

mouvement moléculaire et le maximum de ses variations de pression. Il se forme un nœud, c'est-à-dire qu'il s'en formerait un si le tympan n'était pas dépressible et élastique. Sous ces variations de pression, le tympan se laisse déprimer pendant la phase expansive, revient pendant la phase de contraction, et ses déplacements permettent aux masses aériennes voisines de se livrer à des déplacements de même sens. Il s'ensuit que plus on approche du tympan, plus les masses gazeuses subissent une oscillation en totalité, jusqu'aux couches d'air contiguës à la membrane, qui participent à son oscillation.

De dehors en dedans l'inertie totale est donc de plus en plus sollicitée concurremment avec l'inertie moléculaire. Le travail produit au niveau des papilles dépend maintenant non seulement de la vitesse de l'oscillation moléculaire, mais aussi et surtout de la vitesse d'oscillation totale, qui, au niveau du tympan, n'est autre que la vitesse d'oscillation de la membrane elle-même ; il dépend d'autre part non plus de la masse des molécules considérées en un point donné, mais de la masse de la totalité des molécules intéressées par l'oscillation totale et agissant solidairement.

En d'autres termes, à côté de l'ébranlement sonore qui passe de l'air du conduit à la membrane tympanique, nous devons considérer au niveau de la face externe de cette même membrane des *variations périodiques de la pression* de l'air qu'elle limite. De même dans la machine, à côté de la chaleur qui parcourt les diverses parties de l'appareil, nous devons considérer la pression exercée par la vapeur sur le piston.

b) — La membrane tympanique, dépressible et élastique, cède aux pressions et entraîne le manche du marteau comme la voile gonflée par le vent entraîne le mât qui la soutient. Sans doute l'ébranlement sonore passe du marteau à l'enclume, de l'enclume à l'étrier avec la vitesse de propagation dans ces milieux solides ; mais ces articles rigides, bons conducteurs du son, se trouvent être aussi des leviers suspendus, articulés, jouissant d'une grande liberté d'inertie, gênée pourtant en certains points axiles, ce qui impose à l'oscillation de tout l'appareil suspendu un certain régime.

Cette oscillation des osselets est en réalité complexe et nous l'avons étudiée ailleurs à propos de l'orientation, montrant que l'incidence de l'ébranlement exerçait une influence sur les positions respectives qu'affectaient, pendant la transmission, les différents

articles osseux. Qu'il nous suffise de remarquer ici que le marteau recueille toute la poussée subie par l'écran tympanique ; qu'il la transmet à l'enclume ; que les dimensions moindres de l'enclume augmentent la force de la poussée de ce qu'elles enlèvent à l'amplitude de l'oscillation ; que l'étrier oscille au niveau de la fenêtre ovale comme un véritable piston et que c'est au niveau de cette fenêtre que l'ébranlement oscillatoire produit le travail le plus considérable, car il résume l'oscillation solidaire de tous les milieux oscillants extérieurs au labyrinthe. C'est aussi en ce point que l'ébranlement prend la forme d'une poussée extrêmement précise et simple dans sa force, sa périodicité, sa forme et son incidence.

c) — Dans l'oreille interne, la poussée rencontre un liquide incompressible enfermé dans un récipient rigide qui ne lui laisse d'issues qu'en certains points de sa paroi osseuse. Ces voies d'échappement et de recul sont, pour le vestibule, l'aqueduc du vestibule, et pour le limaçon, l'aqueduc du limaçon d'une part et la fenêtre ronde d'autre part. Nous ne nous occuperons que du limaçon, l'organe exclusif de l'audition tonale.

A chaque poussée de l'étrier, le liquide s'échappe en partie par ses voies de recul, revient pendant la phase négative, et ainsi de suite à chaque ébranlement. Il s'établit donc progressivement un va-et-vient liquide entre la voie de pénétration et les voies de recul, et cette oscillation intéresse peu à peu la plus grande partie du liquide placé entre l'étrier et les voies d'échappement. Il se fait donc encore ici une oscillation totale d'une certaine partie de la masse liquide incompressible, et le travail produit par cette oscillation est, on le conçoit, bien plus considérable que celui que produisait, en un point donné, l'oscillation de quelques molécules sollicitées par l'ébranlement sonore propagé. Toute la masse liquide oscillante agit solidairement, et le travail réalisé au sein de cette masse liquide est égal à la moitié du produit de la masse oscillante par le carré de la vitesse du liquide en mouvement. Sans qu'on puisse évaluer ce travail, il est facile de reconnaître qu'il est très supérieur à celui que provoque l'ébranlement sonore dans sa propagation à travers le milieu liquide, car ce dernier n'intéresse que *successivement* les molécules liquides en parcourant ce milieu, tandis que l'oscillation totale intéresse *simultanément* un grand nombre de molécules, que la solidarité et la simultanéité des sollicitations rend en quelque sorte cohérentes et unanimes dans

leurs actions mécaniques. De plus, la vitesse et l'amplitude de l'oscillation totale dépassent de beaucoup celles de l'ébranlement moléculaire.

Si l'on fait abstraction de la forme spirale du limaçon, on peut le considérer comme un cône à parois rigides, profond de trente millimètres, large seulement de deux à la base. La voie de pénétration de la poussée est à l'orifice de la rampe vestibulaire ; les voies d'échappement sont également situées à la base du cône, ce sont la fenêtre ronde et l'orifice de l'aqueduc de limaçon. En aucun autre point de la paroi osseuse le liquide refoulé ne trouverait d'issue, ce qui revient à dire qu'il ne se laisse pas refouler. Ce n'est que tout à fait au niveau de la base du cône cochléaire que le va-et-vient du liquide peut s'effectuer et qu'il s'effectue en réalité. Les parties plus élevées du cône restent parfaitement étrangères à l'oscillation de la base, le liquide n'y oscille pas, c'est à peine si la pression y monte imperceptiblement.

En reculant vers ses voies d'échappement dans la rampe tympanique, c'est-à-dire en déprimant le tympan secondaire et en fuyant par l'aqueduc du limaçon, le liquide a permis aux tympans membraneux de se laisser déprimer sous la poussée. La membrane de Reissner fléchit, ainsi que la membrane basilaire, et avec celle-ci la papille épithéliale qu'elle suspend. Puis à la phase négative, tout remonte, et ainsi de suite. A chaque ébranlement, et seulement à la base du cône limacéen, les membranes, et le bourrelet épithélial qu'elles isolent, sont sollicités transversalement entre l'orifice de la rampe vestibulaire et les orifices de la rampe tympanique. Cette sollicitation présente une grande force, de nature hydraulique, et il nous reste à montrer comment l'ébranlement est analysé par la papille cochléaire.

Cependant une remarque s'impose ici. Nous pouvons admettre que l'ébranlement moléculaire, c'est-à-dire la conduction sonore, d'une part, et l'ébranlement total des milieux suspendus, c'est-à-dire une autre force dérivée de la première, s'adressent concurremment à la papille sensorielle. Quelle est la force utile, quel est l'agent physiologique?

Nous avons vu qu'aucune des parties inertes de l'oreille interne ne pouvait utiliser physiologiquement l'ébranlement sonore lui-même, que le travail que produit celui-ci est très inférieur à celui que réalise l'autre ébranlement, tandis que ce dernier influencera forcément,

sinon acoustiquement, au moins de façon hydrodymamique, les papilles baignées par les liquides cochléaires.

La clinique nous montre d'autre part que, quelle que soit la lésion de l'appareil de transmission, l'ébranlement sonore peut toujours traverser les milieux auriculaires et que si c'était lui qui intervînt directement pour irriter les terminaisons sensorielles, l'audition persisterait. Au contraire *l'audition souffre de tout obstacle à l'oscillation en totalité* d'une quelconque des parties de l'appareil auriculaire, et il suffira de la moindre lésion, qui sans aucune action sur la transmission acoustique, pourra gêner l'oscillation d'un point quelconque de la série des milieux auriculaires, pour altérer et même supprimer l'audition.

C'est à l'oscillation totale, et non à l'oscillation moléculaire qu'est liée l'intégrité des fonctions auditives. Ce n'est donc pas l'ébranlement sonore qui intervient directement au niveau des papilles.

Comment se fait l'analyse papillaire?

*
* *

Il existe en physique deux procédés d'analyse de l'ébranlement sonore, celui des *résonnateurs* et celui des *enregistreurs*. Nous croyons avoir montré que rien ne permettait d'assimiler le limaçon à un appareil de résonnance. Peut-on le considérer comme fonctionnant à la façon des enregistreurs ?

Les enregistreurs sont des appareils qui permettent à l'ébranlement, par l'intermédiaire d'un stylet, de s'inscrire lui-même sur une surface impressionnable. Si le stylet et la surface gardent leurs rapports respectifs, l'ébranlement inscrit toujours au même point de la surface son intensité, mais sa forme et sa périodicité ne s'y laissent pas analyser. Mais si, par un artifice approprié, la surface se déplace sous le stylet, ou encore le stylet sur la surface, d'une façon régulière et continue, on voit l'ébranlement s'inscrire sous la forme d'une ligne ondulée dont les particularités sont d'autant plus analysables que chaque phase ondulatoire couvre un plus grand espace, c'est-à-dire que le déplacement est plus rapide.

Au niveau de la base du limaçon l'ébranlement s'inscrit toujours au même point des membranes, et de la papille cochléaire; il est donc surtout perçu dans sa force, mais mal analysé dans sa périodicité et dans les détails de sa forme ondulatoire. Que se passe-t-il dans les étages plus élevés?

La membrane basilaire est jetée comme un pont flexible entre la lame spirale et la paroi externe du canal cochléaire. Elle est surmontée d'un épithélium, qui, aplati au niveau des attaches de la membrane, s'enfle subitement pour former vers le milieu de la membrane et un peu en dedans un bourrelet cellulaire relativement énorme. Tout cet appareil suspendu fait masse en ce point ; et l'on peut considérer toute la papille spirale comme constituée, au point de vue mécanique, par un gros cordon épithélial suspendu latéralement par des attaches membraneuses flexibles. Tout le poids de l'appareil est au centre, tandis que l'effacement de l'épithélium au niveau des attaches de la membrane donne à l'appareil suspendu une remarquable liberté d'oscillation transversale, mais ne lui permet que celle-là. Si l'on remarque que les dimensions de l'appareil suspenseur croissent de la base au sommet, on supposera avec vraisemblance que cette liberté d'oscillation est de plus en plus grande vers le sommet.

Comment se comporte un cordon suspendu dont on secoue transversalement l'une des extrémités ? L'oscillation de cette extrémité se propage successivement à tous les points du cordon suspendu, et cette série d'oscillations transversales figure une ondulation longitudinale qui se propage le long de la corde, et rappelle complètement celle qu'inscrit le stylet sur la surface sensible des enregistreurs.

Cette ondulation dérivée, qui n'est que la répétition, pour tous les points consécutifs de la corde suspendue, de l'oscillation initiale, a les caractères d'intensité, de composition, de forme de cette oscillation du début, et tous les points oscillent tour à tour avec la même périodicité. Seulement l'ondulation dérivée est plus explicite dans ses manifestations que l'oscillation initiale, grâce au grand espace qu'elle intéresse simultanément.

Il nous semble évident que le cordon papillaire suspendu par la membrane basilaire sera de même parcouru longitudinalement par l'ondulation dérivée de l'oscillation transversale de sa base ; que cette propagation sera rapide et par conséquent intéressera dans une même phase ondulatoire une grande étendue du cordon papillaire, c'est-à-

dire un grand nombre d'éléments analyseurs ; que tous les points de l'appareil suspendu répèteront successivement l'oscillation de la base.

Il s'ensuit que chaque point de la courbe ondulatoire propagée correspond à un moment donné à une position définie d'un segment basilaire au-dessus ou au-dessous de sa position d'équilibre ; c'est-à-dire que dans une même phase ondulatoire, les éléments basilaires intéressés occupent autant de niveaux différents qu'il y a de points dans la courbe elle-même.

Tous les éléments de la papille basilaire occuperont successivement le niveau correspondant à chacun des points de la courbe ondulatoire et réciproquement chaque point de la courbe ondulatoire sera constamment analysé par la série des éléments contigus.

Voyons comment se fait cette analyse élémentaire.

L'appareil basilaire a trois points fixes qui sont, d'abord les deux attaches latérales de la membrane de suspension, et ensuite l'insertion de la membrane de Corti sur la protubérance de Huschke. Si nous appelons positive la phase d'abaissement de la membrane basilaire, celle qui correspond à la poussée de l'ébranlement, et négative la phase d'élévation au-dessus de la position d'équilibre, nous voyons que dans les oscillations de chaque segment basilaire, certaines conditions anatomiques interviennent, qui nous semblent propres à déterminer l'excitation spécifique. Dans la phase négative, et jusqu'à un faible degré dans la phase positive, la papille épithéliale pourra varier de niveau sans que la membrane de Corti soit aucunement empêchée d'osciller avec elle. Mais dans la phase positive, la membrane de Corti se trouve bientôt arrêtée, comme par un chevalet, par la crête dentelée de la protubérance de Huschke, et si la papille épithéliale s'abaisse, la membrane de Corti cesse bientôt de la suivre, retenue par les dents de Huschke, et elle exerce forcément une traction sur son insertion papillaire.

Cette membrane de Corti renferme les longs cils des éléments cellulaires de Corti. Ces cils, enfermés et isolés par les cils des cellules de soutènement qui leur forment par leur cohésion de longues gaînes accollées, constituent la partie importante de la membrane de Corti. Ils descendent de la partie interne de la protubérance de Huschke, où il se sont attachés par un mécanisme

que peut seule expliquer l'embryogénie, s'étendent au-dessus de la crête dentée, arrivent aux plateaux cupulaires des cellules de Corti, pénètrent jusqu'à la formation globulaire décrite par Hensen. Celle-ci semble unie à son tour au noyau de la cellule par des striations légères. Il semble donc que, considérée individuellement comme élément tactile, la cellule de Corti soit appropriée à l'irritation par tiraillement plutôt que par tout autre mode d'excitation élémentaire.

Ce tiraillement s'exerce dès que l'excursion positive de la papille abaisse les cellules de Corti, soutenues et fixées par l'élégant sommier des cellules de Deiters et des piliers, au-dessous du niveau où les dents de Huschke arrêteront leurs longs cils. Ces cellules, retenues par leur chevelure absalonienne, sont alors le siège d'un tiraillement qui varie avec le niveau qu'occupe l'élément dans la phase positive de son oscillation.

Ce tiraillement mesure donc les variations de niveau de chaque point de la papille au-dessous de sa position d'équilibre, c'est-à-dire pendant la phase positive de son oscillation. Et cette partie de la courbe est donc relevée de la façon dont on analyse une courbe inscrite, en mesurant les hauteurs de ses différents points à partir de sa position d'équilibre.

Dans la phase négative, il ne peut se produire d'irritation. Celle-ci est donc intermittente et ne dure qu'une demi-phase.

L'*intensité* de l'ébranlement se mesure par la force du tiraillement, qui dépend de l'amplitude de l'excursion positive.

La *périodicité* de l'ébranlement commande la périodicité des oscillations positives de chaque élément.

La *forme* de l'ébranlement régit la forme même de l'ondulation papillaire, c'est à-dire la distribution de l'irritation élémentaire pendant chaque période.

De même qu'un objet lumineux se déplaçant devant la rétine produit, par la contiguïté des éléments intéressés, la sensation continue d'une ligne lumineuse, grâce à la persistance des impressions élémentaires, — de même chaque opération élémentaire, successivement reprise par la série des éléments papillaires, fournira la sensation d'une analyse continue de chaque point de la courbe ondulatoire ; et celle-ci sera analysée dans tous ses détails par une série d'éléments *contigus* chez qui la persistance des impressions développera le caractère *continu* des perceptions tonales.

Ce qui précède concerne la perception de l'ébranlement transmis par le milieu aérien. L'ébranlement sonore peut se transmettre directement par la paroi cranienne et à côté de l'inertie moléculaire, l'inertie totale des milieux suspendus est également sollicitée. Les variations de pression, les oscillations en totalité se produisent également, mais leur force est moindre que dans le cas de la transmission aériennne, à l'état normal. Ainsi un diapason vibrant se fera encore entendre au méat, alors que nous ne l'entendrons plus vibrer sur notre front ou appliqué sur l'apophyse mastoïde (Expérience de Rinne).

Mais s'il existe un écran s'opposant à l'expansion au dehors des variations de pression, celle-ci gagne au contraire de la force en dedans, quel que soit le point de l'appareil de transmission où se trouve l'obstacle. Il semble que l'ébranlement transmis par la voie cranienne trouve dans l'appareil de transmission, dont il sollicite l'inertie, une égale tendance à se perdre au dehors et à agir en dedans. Quant on supprime ce recul vers l'extérieur, toute la force expansive se porte en dedans ; si l'on place un diapason sur le vertex, les deux oreilles le perçoivent normalement avec la même intensité ; si avec le doigt l'on bouche l'un des méats, le recul est interdit à l'expansion de ce côté, et le son frappe plus fortement l'oreille interne correspondante (Expérience de Weber). La clinique réalise de cent façons les données de cette expérience.

*
* *

On voit en quoi notre théorie diffère de la théorie classique, due surtout à Helmholtz. Remarquons en particulier que Helmholtz n'admet pas que l'oreille analyse la *forme* même de l'ébranlement ; il veut qu'elle le décompose en ses éléments pendulaires. Nous avons discuté son opinion. Il nous reste à développer la nôtre.

En fait, qu'analyse l'oreille, sinon un ébranlement simple ou complexe, mais toujours un en un moment donné ? Si plusieurs ébranlements coïncident, l'oreille perçoit l'ébranlement complexe qui les synthétise et la forme de l'ébranlement composé trahit plus ou moins la nature des ébranlements composants. Mais il est impossible aux milieux oscillants de l'oreille dont quelques-uns sont rigides,

d'osciller *en totalité* de façon à transmettre à l'état isolé plusieurs ébranlements simultanés. C'est donc un seul ébranlement, plus ou moins complexe de forme que reçoit la papille, de même que le stylet d'un phonographe n'inscrit pas isolément les nombreux ébranlements qui coïncident pour former le timbre d'une voyelle. C'est dans la forme même de l'ébranlement que l'oreille doit trouver la signification physiologique de celui-ci.

C'est ainsi d'ailleurs qu'agissent les autres organes sensoriels pour les perceptions simultanées et superposées. Les éléments basilaires ne décomposent pas comme les résonnateurs.

Si, sur le passage de l'ébranlement propagé, un même élément se trouve être périodiquement le siège d'un même tiraillement, *la périodicité même de l'irritation détermine une sensation spéciale de même ordre que les perceptions continues de couleur ou de chaleur*. C'est la sensation *tonale* qui est continue, non parce que l'irritation se fait, d'une façon continue, sentir au même point, mais parce qu'elle parcourt d'une façon continue des éléments contigus identiques.

Les rapports entre les périodicités de sons simultanés se révèlent dans la forme même de la courbe composée. Les lois physiques de l'harmonie s'appliquent aux courbes enregistrées comme aux résonnateurs ; les sons résultants différentiels ou additionnels également.

Les différences de phases, d'après Helmholtz, font varier la forme de l'ébranlement, mais n'altèrent pas le timbre, c'est-à-dire la sensation complexe qui résulte de la composition de la courbe ondulatoire. Il en conclut que l'oreille décompose le timbre en ses éléments. Mais n'a-t-on point des exemples de sensations identiques produites par des combinaisons variables de sensations simples ? Est-ce que le blanc n'est pas réalisé par la combinaison de couleurs complémentaires variant deux à deux ?

Il est d'ailleurs difficile d'admettre que la différence de phase n'altère pas plus ou moins l'intensité et la forme de l'ébranlement, mais en est-il ainsi de la périodicité même ? Non, puisque le trouble même apporté à l'ébranlement qui synthétise deux ébranlements de phase différente se présente selon la même périodicité. Cette remarque de Helmholtz, qu'il donne comme favorable à sa théorie, ne repose en réalité que sur la constatation que sa propre oreille ne percevait aucune différence dans le timbre, malgré la différence des phases. Sa théorie avait-elle réellement besoin de cette constatation ?

Mais, d'après les conditions mêmes de l'influence, il est impossible que la différence de phase n'agisse pas ainsi sur les résonnateurs, car on ne conçoit pas que deux ébranlements puissent indifféremment se contrarier ou s'associer dans l'air, sans que les résonnateurs n'en connaissent quelque chose. Son opinion que le timbre est indépendant de la différence de phase, serait également incompatible avec sa théorie et avec la nôtre ; mais comme elle n'est pas plus admissible pour les résonnateurs que pour les enregistreurs, nous n'avons pas à nous y arrêter.

L'intensité et le timbre sont sous la dépendance des différences de phase et des interférences ; mais la périodicité n'en souffre pas, et comme c'est sur la périodicité et le rapport des différentes périodicités que repose la théorie harmonique, il est facile de l'établir sans l'appuyer, comme l'a fait HELMHOLTZ, sur les effets physiologiques des battements.

Donnons préalablement quelques définitions indispensables.

La sensation auditive la plus simple est le *son* ; c'est la sensation fondamentale de la papille cochléaire ; elle est provoquée par un ébranlement périodique de courbe absolument régulière. Elle est naturellement exceptionnelle. L'oreille perçoit en réalité presque toujours simultanément un plus ou moins grand nombre de sons combinés, ou mieux un ébranlement complexe qui les résume.

Cet ébranlement complexe a naturellement les formes les plus variées, depuis les plus franchement périodiques jusqu'aux plus irrégulières.

Quand les périodes sont nettement appréciables, le complexe sonore s'appelle *timbre*. Il est consonnant ou dissonnant selon le plus ou moins d'unité du système complexe dont il est la formule synthétique. Quand le caractère périodique tend à s'effacer, le complexe sonore s'appelle *bruit* ; le bruit est toujours périodique, si peut qu'il le soit, car tout bruit a une hauteur déterminée, une acuité tonale qui persiste au sein des combinaisons sonores les plus disparates. Il est donc illogique d'opposer le bruit au son, comme d'opposer la lumière blanche à la couleur ; le bruit et le timbre sont des complexes sonores qui ne diffèrent que par une sorte de *saturation* harmonique.

Quand l'oreille reconnaît au timbre différentes origines dans l'espace, par l'orientation objective, il y a pour nous la sensation *d'accord*, consonnant ou dissonnant ; quand c'est le bruit qui résulte

de la coïncidence de plusieurs sons d'origine distincte, il y a *cacophonie*. La notion de timbre et de bruit doit, physiologiquement, impliquer l'identité d'origine des sons composants.

Terminons rapidement par l'exposé d'une courte théorie harmonique.

*
* *

Deux ébranlements sollicitant simultanément l'inertie des éléments de l'oreille peuvent additionner ou opposer leurs effets.

Deux ébranlements de même périodicité qui additionnent tous leurs effets, c'est-à-dire dont les oscillations sont superposables à chaque instant, sont dits à l'*unisson*.

Ceux dont les périodicités sont dans un rapport tel que chaque oscillation du plus lent s'ajoute seulement à une oscillation sur deux qu'exécute l'autre dans le même temps, forment l'*octave*. Le plus aigu est dit l'octave du premier, ou second harmonique, le premier étant l'unisson.

Si le plus rapide fait trois oscillations pendant que le plus lent n'en fait qu'une, il constitue le troisième harmonique, et ainsi de suite pour le quatrième, cinquième,..... dixième *harmoniques*.

Ce renforcement périodique affirme à la fois les deux perceptions, c'est-à-dire que le son fondamental renforce une sur deux, sur trois, sur quatre des oscillations de ses harmoniques aigus, et qu'inversement il est renforcé par elles. Il y a donc *sympathie physiologique* puisqu'il y a concordance plus ou moins complète dans les sollicitations simultanées. La perception des deux sons prend par suite un caractère de simplicité, de facilité, d'harmonie, d'où résulte pour les sons une sorte de plastique auditive, qui est la base de la musique rationnelle.

Ces sons concordants n'ont pas seulement des rapports harmoniques de périodicité avec le son fondamental, ils peuvent en avoir également entre eux; ainsi 4 est l'octave de 2, 6 l'octave de 3, etc. Tout le système est donc cohérent et revêt le son fondamental, le plus renforcé de tous et le pivot de l'harmonie totale, d'un éclat particulier et d'une véritable

individualité tonale, qu'on appelle *timbre* quand l'oreille reconnaît une même origine dans l'espace aux sons harmoniques combinés, et *accord* quand ils proviennent de sources extérieures distinctes et reconnues telles.

L'accord et le timbre varient par la combinaison des valeurs et des intensités respectives des sons harmoniques combinés, dont certains peuvent manquer sans altérer la personnalité harmonique de l'ensemble.

La perception esthétique des sons harmoniques a été l'origine de la plastique musicale dont les règles, toutes physiologiques, ont conduit, après des siècles de tâtonnements dans la théorie physique, à la gamme diatonique *normale*. En voici les éléments :

DEGRÉS Harmonique	Diatonique					
1er	1er (ut1)	= (Unisson).				
2e	8e (ut2)	= (Octave).				
3e	12e (sol2)	qui, descendu	d'une	octave	3 : 2	= (Quinte $\frac{3}{2}$).
4e	15e (ut3)	»	»	»	4 : 2	= 2, double l'octave.
5e	17e (mi3)	»	deux	»	5 : 2^2	= (Tierce majeure $\frac{5}{4}$).
6e	19e (sol3)	»	»	»	6 : 2^2	= 3 : 2, double la quinte.
7e	21e (si b3)	»	»	»	7 : 2^2	= (Septième tonale $\frac{7}{4}$).
8e	22e (ut4)	»	»	»	8 : 2^2	= 2, double l'octave.
9e	23e (ré4)	»	trois	»	9 : 2^3	= (Seconde majeure $\frac{9}{8}$).
10e	24e (mi4)	»	»	»	10 : 2^3	= 5 : 4, double la tierce maj.

Sans dépasser le dixième harmonique, nous voyons que les sons concordants ont des affinités et des synergies esthétiques de valeur inégale suivant leurs rapports avec la tonique ou premier harmonique.

La tonique renforce tous les sons harmoniques et est renforcée par tous ; c'est-à-dire que tout l'ensemble affirme la perception de la note fondamentale et les autres harmoniques gravitent en quelque sorte autour d'elle à des distances plus ou moins grandes, ou si l'on veut, avec des *attractions* plus ou moins sensibles. Il est évident par exemple que l'octave renforce bien plus sa fondamentale et se trouve bien plus renforcée par elle, que le dixième harmonique ou vingt-

quatrième diatonique, puisque la coïncidence a lieu une fois sur deux pour la première, une fois sur dix pour la seconde.

De plus, *ces sons harmoniques se renforcent entre eux;* ainsi, jusqu'au dixième harmonique, l'octave est doublée deux fois, la quinte une fois, la tierce majeure une fois. Ce seront les notes constitutives du *timbre parfait* ou de *l'accord parfait,* selon l'unité ou la diversité de l'origine dans l'espace. On chiffrera :

1	$\frac{5}{4}$	$\frac{3}{2}$	2
Unisson.	Tierce majeure.	Quinte.	Octave.

A un second degré de consonnance, tout aussi parfait, mais moins riche et de moindre affinité, s'ajouteront la septième tonale, puis la seconde majeure, et nous aurons ainsi une première gamme :

1	$\frac{9}{8}$	$\frac{5}{4}$	•	$\frac{3}{2}$	•	$\frac{7}{4}$	2
(ut)	(ré)	(mi)		(sol)		(*si* ♭)	(ut 2)

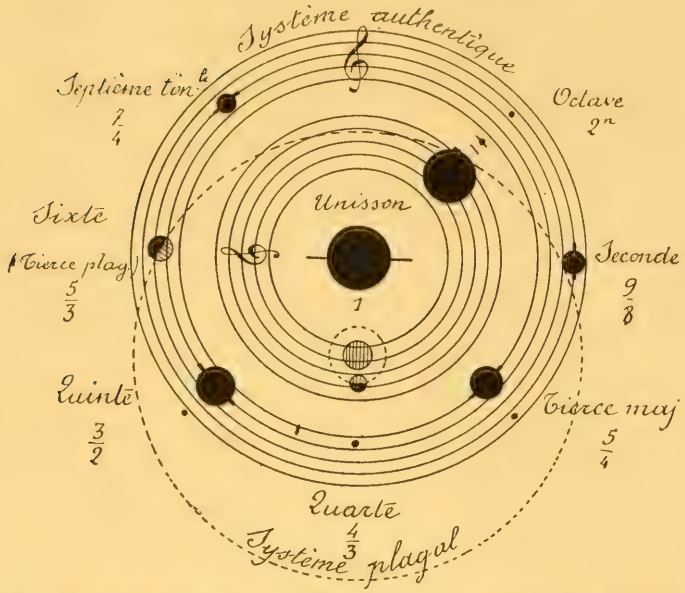
dont tous les termes appartiennent au système tonal de ut $= 1$.

Nous l'appelerons *système authentique.*

Il manque à cette gamme authentique deux termes pour devenir la gamme diatonique. L'unisson et l'octave ne peuvent rien faire naître de plus dans ce système. Le troisième harmonique 3, ou son octave $\frac{3}{2}$, qui l'introduit dans la gamme, présente après l'octave les plus grandes affinités avec l'unisson. On peut imaginer un second système authentique tel, que l'octave du premier forme avec la note fondamentale du second le rapport $\frac{3}{2}$, c'est-à-dire le rapport de quinte avec sa puissante affinité. Ce second système aurait l'octave du premier pour quinte et ferait ainsi avec cette octave et les autres harmoniques un échange de renforcements vibratoires qui les unirait sympathiquement. Ce second système est dit *système plagal.*

Pour le transcrire dans la notation du système authentique, nous chiffrerons : Unisson plagal $P \times \frac{3}{2} = 2$, d'où $P = \frac{4}{3}$ *(Quarte).*

Ce système plagal aura pour quinte $\frac{4}{3} \times \frac{3}{2} = 2$, l'octave authentique, pour tierce majeure $\frac{4}{3} \times \frac{5}{4} = \frac{5}{3}$ *(Sixte majeure).*



Cette gamme complexe formée par les dix premiers harmoniques du système authentique, et les cinq premiers du système plagal correspondant, se composera donc de huit notes :

	Système authentique	Système plagal	Gamme diatonique
1	Unisson	—	UT
$\frac{9}{8}$	Seconde majeure	—	ré
$\frac{5}{4}$	Tierce majeure	—	mi
$\frac{4}{3}$	(Quarte).	Unisson	FA
$\frac{3}{2}$	Quinte	Seconde majeure	sol
$\frac{5}{3}$	(Sixte majeure)	Tierce majeure	la
$\frac{7}{4}$	Septième tonale	—	*Si* ♭
2	Octave	Quinte	ut

La quinte authentique coïncide avec la seconde plagale, $\frac{4}{3} \times \frac{9}{8} = \frac{3}{2}$. Mais la septième authentique ne constitue pas une quarte plagale, et cette discordance sera la cause d'une foule d'hési-

tations dans l'adoption de cette septième, définitivement abandonnée lors de l'installation du tempérament égal.

On conçoit aisément que cette gamme se soit imposée avec le temps et qu'elle ait survécu aux systèmes anciens dont elle s'est dégagée peu à peu, à travers les formations esthétiques et physiques les plus variées dont nous n'avons pas à refaire l'histoire. Cette gamme *diatonique majeure* ne s'est affirmée que progressivement, quand l'éducation de l'organe auriculaire a rendu de plus en plus exigeante l'esthétique physiologique, quand la délicatesse d'analyse auriculaire a fait la conquête définitive du rapport $\frac{5}{4}$, c'est-à-dire du cinquième harmonique du timbre devenue la tierce majeure de l'accord. C'en fut fait dès lors des nombreuses gammes mineures, à tierce mobile également étrangères au système tant authentique que plagal, d'une instabilité harmonique dont les ressources infinies ont alimenté toute la musique ancienne, la musique populaire moderne, et les intonations du langage parlé de tout temps.

Plus tard, la *septième tonale*, si utile pour les modulations descendantes, a été éliminée par la réapparition fatale de l'ancienne division de la gamme en deux tétrachordes disjoints, dont l'un avait pour fondamentale la tonique et l'autre la quinte, réapparition qui est l'origine même de la fugue ; tous deux ont une seconde et une tierce majeures ; cette tierce majeure fixe, pour le tétrachorde inférieur, la sensible du ton plagal, et pour le tétrachorde supérieur la sensible de l'octave authentique.

$$\frac{3}{2} \times \frac{5}{4} = \frac{15}{8} \text{ sensible, soit } \frac{7{,}5}{4}$$

tierce majeure				tierce majeure			
UT	ré	mi	FA	sol	la	(*Si*)	UT
		sensible				sensible	

La septième tonale disparut donc par le besoin d'une tierce majeure dans le tétrachorde de quinte ; le besoin était physiologique et sa satisfaction permit de réaliser, avec la gamme diatonique, le style fugué et toutes les formations musicales polyphoniques qui suivirent. Cela est d'autant plus net que la sensible n'a vraiment d'affinité ascendante vers la tonique que si la quinte se fait entendre simultanément ou se laisse sous-entendre.

La seconde majeure est la dernière venue dans la gamme authentique ; et elle se trouve, comme la tierce majeure, dans les deux tétrachordes disjoints qui forment la gamme.

1° Notre gamme diatonique actuelle est donc formée primitivement du système authentique qui donne l'unisson, la seconde majeure, la tierce majeure, la quinte, (la septième tonale) et l'octave ;

2° du système plagal qui y ajoute la quarte, la sixte majeure et confirme la quinte et l'octave ;

3° les notes du système plagal sont absorbées par le système authentique, et la nouvelle gamme ainsi formée se décompose en deux tétrachordes disjoints, formés l'un et l'autre d'une fondamentale, d'une seconde majeure, d'une tierce majeure qui fait sensible, et d'une quarte. Les notes d'un tétrachorde font donc le passage du ton authentique à son plagal.

La tierce majeure du second tétrachorde forme la sensible de la gamme complète, et son affinité pour l'octave se révèle sous l'action de la quinte comme l'affinité de la tierce majeure pour la quarte se produit sous l'action indirecte de la note fondamentale. Toutes les modulations majeures sortent de cette double affinité et du passage qu'elles permettent du ton authentique au ton plagal et inversement.

Quand nous aurons ajouté, sans entrer dans de plus grands détails, que le besoin physiologique qui domine toute la musique, comme les autres exercices esthétiques, est la nécessité de repos fréquents dans des attitudes faciles et simples, c'est-à-dire dans des sonorités précises et de composition stable, nous en aurons fini avec la musique.

Les mouvements coordonnés qui caractérisent les modulations et le passage d'un accord à un autre ont toujours pour but de résoudre des combinaisons complexes ou peu tonales en des combinaisons simples et aussi unitonales que possible. Les repos se sont faits d'abord surtout sur les unissons, puis les octaves, puis les quintes et les tierces majeures.

Deux sons réunis dans un accord cherchent à se rapprocher ou à s'écarter de façon à former une combinaison tonale d'un rapport plus simple avec le moins de déplacement possible. On pourrait préciser davantage et déterminer les affinités harmoniques de tous les accords et de leurs résolutions et fixer ainsi les règles de la plastique musicale, en dehors de son application à l'expression définie.

L'apparition des appareils à sons fixes et à clavier, c'est-à-dire l'intervention du *machinisme* dans l'art musical, a supprimé un certain nombre des affinités de la gamme et a introduit des modulations de complaisance, tout à fait factices et que peuvent seules faire accepter l'incessante mobilité des dessins mélodiques et la superposition des marches diatoniques, déjà si remarquables dans la phase initiale de la musique polyphonique.

L'enharmonie, cette source inépuisable de l'expression tant mélodique qu'harmonique, si riche et si variée, si humainement expressive dans le chant et l'orchestre wagnériens par exemple, se trouve figée une fois pour toutes dans les douze demi-tons du clavier, et la voix humaine, si merveilleusement enharmonique dans le chant et plus encore dans le langage, subit d'une désastreuse façon l'influence des instruments à sons fixes.

Les gammes mineures n'ont que des affinités d'octave, de quinte, de quarte et de seconde. L'élément tierce et avec lui l'élément sensible manquent dans les deux tétrachordes. Elles sont surtout propres aux formes mélodiques qui se développent isolées; leur harmonie est pauvre, déprimée, monotone et ne peut se maintenir longtemps; leur expression se manifeste surtout dans les formes descendantes. Le besoin du cinquième harmonique s'impose bientôt, comme tierce ou comme sensible $\frac{5}{4}$ ou $\frac{15}{8}$.

Les différents accords formés par les sons diatoniques de la gamme naturelle ont entre eux des affinités composées qui constituent la base de l'harmonie et de la mélodie diatoniques. Une altération dans la formule d'une note, si elle est suffisamment accentuée, provoque l'apparition de nouveaux systèmes diatoniques, ce qui forme le jeu des *tonalités* associées, soit dans l'harmonie, soit dans la mélodie. Le passage d'une tonalité à une autre se fait par l'intermédiaire des notes communes aux deux tonalités, que l'on accentue, et par l'altération de certaines autres notes qui orientent le premier système harmonique vers la formule du second. C'est ce qu'on appelle *modulation*. Les plus simples et les plus fortes se font sur les notes plagales, par marches de quintes ou de quartes à la base. C'est sur ces accords que l'oreille saisit le mieux les affinités nouvelles, et peut varier ses perceptions sans se départir d'un certain équilibre harmonique.

Il existe d'autres associations de sons non plus harmoniques, mais phonétiques, ce sont les timbres vocaliques, ou *voyelles*, produits par l'action des résonnances buccales et naso-pharyngiennes sur le son glottique fondamental. De même les modifications mimiques internes des parties molles, des lèvres, du voile du palais, de la langue et des constricteurs de la bouche et de la gorge, et leurs rapports variables avec les parties rigides de l'appareil phonateur, retentissent sur l'émission de l'air et la qualité du son ; ce sont les caractères consonantiques, ou *consonnes*, sonores ou sourdes, comme les voyelles elles-mêmes, selon qu'il y a ou non son glottique. L'oreille analyse ces sons articulés et leur reconnaît des particularités que les centres de la mémoire auditive verbale rapportent à des images psychiques dont le jeu constitue la partie centripète du langage intérieur.

Paris, 20 mars 1895.

NOTE
SUR QUELQUES PHÉNOMÈNES INTRACELLULAIRES

PAR

FÉLIX LE DANTEC,

Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Lyon.

Dans un article de ce *Bulletin* (1), j'ai exposé les résultats de nombreuses expériences tendant à démontrer :

1° L'existence d'une vacuole autour de tout corps solide ingéré par un Rhizopode *lobé* ou un Infusoire, au moins à la période initiale du séjour du corps solide à l'intérieur de l'animal.

2° La nature invariable au début du contenu liquide de la vacuole qui est toujours une gouttelette empruntée au milieu ambiant et dans laquelle se passent ensuite plusieurs phénomènes caractéristiques.

3° L'apparition chez tous les Protozoaires précités vivant dans l'eau, et immédiatement après l'ingestion, d'une sécrétion acide dans le liquide de la vacuole, quel que soit d'ailleurs le corps solide ingéré, nutritif ou indigeste.

J'ai exposé ensuite un grand nombre d'observations faites dans les circonstances naturelles de la vie des êtres unicellulaires sans le secours d'un réactif colorant quelconque. Plusieurs de ces observa-

(1) Recherches sur la digestion intracellulaire chez les Protozoaires, *Bulletin Scientifique*, 1891, t. XXIII.

tions donnent des renseignements précieux sur ce qui se passe dans une vacuole digestive *longtemps* après qu'elle a été formée. Au contraire, la présence d'un réactif colorant introduit artificiellement dans la nourriture des Infusoires, m'a toujours paru produire *à la longue* (au moins pour les substances que j'ai employées) des troubles plus ou moins graves dans la physiologie des êtres étudiés. Je n'ai donc cru devoir tirer de conclusion des expériences faites au moyen de ces réactifs que pour les premiers temps de leur séjour à l'intérieur de la cellule, ce qui est toujours suffisant pour constater la sécrétion d'un acide dans le contenu aqueux des vacuoles.

Depuis que j'ai publié ce travail, j'ai observé à l'occasion en étudiant des êtres unicellulaires à un autre point de vue, des digestions effectuées dans des conditions naturelles par des Protozoaires de plusieurs espèces ; je me propose de signaler ici quelques remarques nouvelles et de comparer en même temps les résultats de mes études avec ceux de deux auteurs qui ne semblent pas avoir eu connaissance des dernières parties au moins de mon ancienne publication.

M. Greenwood a publié dans les « Proceedings of the Royal Society, vol. 54, octobre 1893 » un note intitulée : On the constitution and mode of formation of Food vacuoles in Infusoria, as illustrated by the history of the processes of Digestion in *Carchesium polypinum*. Cette note est le résumé d'un mémoire plus long inséré dans les « *Philosophical Transactions* ».

L'auteur se préoccupe, au début de ce travail, de la grande différence qui existe si évidemment entre les dimensions des particules nutritives ingérées par les Infusoires et celles des masses de nourriture que l'on voit circuler dans l'intérieur de leur corps. Une longue description, rappelant un peu celle de Dujardin (1), nous fait assister à la formation d'une vacuole contenant dans une goutte d'eau un grand nombre de particules petites, de nature et de dimensions variées. Cette vacuole est entraînée ensuite dans un mouvement de *progression* déjà décrit par un grand nombre d'observateurs, puis s'arrête quelques secondes à une période de *quiescence* pendant laquelle on voit toutes les particules

(1) F. Dujardin. Histoire naturelle des Infusoires, Paris 1841 ; passage cité *Bull. sc.* t., XXIII. p. 290.

solides ingérées se rassembler en son centre et y former une masse sphérique solide entourée de fluide clair. M. Greenwood appelle cet état : état d'agrégation.

Il suffit d'ouvrir un livre traitant des Infusoires pour voir des figures qui l'indiquent clairement ; je l'ai moi-même décrit plusieurs fois, notamment dans le cas d'un *Stentor* ayant ingéré des *Thiocystis* (1) ; voyez surtout la belle planche du 3e volume de Saville Kent (2) représentant un *Codosiga* nourri avec du carmin. Mais, quoique cette particularité soit connue depuis longtemps, il ne semble pas qu'aucun auteur ait songé jusqu'à présent à insister sur ce fait. M. Greenwood lui attribue au contraire une importance capitale, et propose pour l'expliquer trois théories dont la troisième seule lui paraît acceptable après discussion : Les particules solides qui subissent l'agrégation seraient réunies entre elles par la contraction relativement rapide d'une substance probablement visqueuse contenue dans la vacuole. Cette substance visqueuse, dont la coagulation rapide formerait ainsi le caillot central serait le produit d'une sécrétion intra-vacuolaire. Elle ne serait pas à la vérité susceptible d'être mise en évidence par des réactifs colorants quelconques, mais l'auteur insiste sur ce fait que le suc vacuolaire commence à avoir une réaction acide, environ quand l'agrégation est accomplie, et pense que cette sécrétion acide peut aider à la coagulation.

Il ne me semble pas possible de faire concorder cette hypothèse avec certains faits que j'ai observés couramment et que j'ai décrits en détail (3). Je veux parler de l'ingestion et de la digestion d'un filament d'Oscillaire par un Infusoire, phénomène que chacun peut reproduire avec un peu de patience. En général, un seul filament de longueur variable est ingéré. Dans certains cas, il est plus long que la vacuole et se recourbe en la déformant ; dans d'autres, il est seulement presque aussi long qu'elle et y occupe la position *d'un diamètre de la sphère*. Les différentes phases de la digestion durent longtemps. Dans tous les cas, au bout d'une heure environ, le filament est encore droit et non dissocié. Vers cette époque, la substance qui unit entre elles les diverses cellules de l'Oscilaire se

(1) *Bull. sc.* t., XXIII, p. 311.

(2) Saville Kent. A manual of the Infusoria, London, 1880-82.

(3) *Bull. sc.* t., XXIII, p. 309.

trouvant dissoute, ces cellules viennent former au centre de la vacuole une masse sphérique dans laquelle les contours de chacune d'elles restent nets fort longtemps. Il n'y a plus qu'une masse brune à peu près homogène au moment de la défécation. — J'avais publié tout au long cette observation d'une remarquable digestion de cellulose par les Infusoires ; elle me fournit aussi une réponse à la théorie de M. Greenwood. Dans son hypothèse en effet, et d'après les chiffres donnés à la fin de son mémoire, l'agrégation aurait toujours lieu moins de 2 minutes après l'ingestion (ce qui, d'ailleurs, est en contradiction avec le fait formulé par l'auteur que la réaction est acide dans la vacuole quand l'agrégation est accomplie ; la sécrétion acide commence bien tout de suite, mais le contenu de la vacuole est alcalin et je n'y ai jamais constaté une acidité effective avant 20 minutes au moins) (1).

Dans tous les cas, lorsque la contraction de substance visqueuse de M. Greennwood a lieu, moins de 2 minutes après l'ingestion, le filament d'Oscillaire est *rectiligne* et vert au milieu d'une vacuole colorée en bleu clair par la phycocyanine diffusée. Le caillot qui se forme à ce moment dans l'hypothèse précitée, se fixerait autour du filament rectiligne qui occupe une position diamétrale dans la vacuole sphérique. Mais alors, longtemps après, quand sous l'action digestive de substances qui l'entourent, le filament d'Oscillaire se dissocie en cellules isolées brunies par l'action de l'acide de la vacuole, quelle est la force qui rassemble toutes ces cellules isolées en une masse sphérique ? Il faudrait faire intervenir *une seconde fois* ici une sécrétion de substance coagulable qui, se rétractant au centre de la vacuole, entraînerait avec elle et agrégerait les éléments dissociés de l'algue. Il me semble bien plus simple de rapporter ce phénomène dont l'importance spéciale m'échappe d'ailleurs, à ces propriétés particulières des vacuoles de dimensions exiguës, que j'ai déjà détaillées (2).

D'abord, les bactéries dont se compose le plus souvent la nourriture des *Carchesium*, ainsi que les particules d'albumine coagulée et autres substances dont M. Greenwood les a nourris, sont à peu près

(1) M. Balbiani a signalé une acidité bien plus rapidement obtenue chez les Paramécies ; peut-être à cause d'un point de départ moins alcalin.

(2) *Bull. sc.*, t. XXIII, pp. 284, 301, 324, etc.

de même densité que l'eau où vivent ces Infusoires, comme le prouve leur facilité à y rester en suspension. Il n'y a donc pas à tenir compte du poids de ces substances, puisque dans le milieu liquide où elles se trouvent, ce poids est à peu près insensible en raison du principe d'Archimède. Au contraire, les actions moléculaires auxquelles elles sont soumises dans une vacuole sont très considérables, en raison même des très petites dimensions de cette vacuole, et, par suite de la symétrie de ces actions, tout corps, suspendu ainsi dans ce milieu sphérique et soustrait à l'action de la pesanteur, doit, dès qu'il n'a plus de mouvements propres et que l'équilibre est établi, *rester au centre de cette vacuole*. Si l'on suppose, comme cela a lieu généralement, un grand nombre de bactéries ingérées à la fois, elle devront, quand elles seront mortes, se réunir au centre de la vacuole en une masse sphérique.

Maintenant intervient un autre phénomène. J'ai déjà fait remarquer (1) qu'étant donnée la forme sphérique de la vacuole, le liquide qu'elle contient subit et résiste à une pression :

$$p = \frac{2\,a}{r}$$

r étant le rayon de la vacuole et a la tension superficielle au contact du liquide interne et du protoplasma circonscrit : or, r dans le cas qui nous occupe, est extrêmement petit, 3 à 4 μ au grand maximum ; c'est-à-dire que la pression rapportée au centimètre carré sera au minimum :

$$p = \frac{2\,a}{0{,}0004} = a \times 5000$$

On voit que cette pression est très grande, surtout au début de l'existence de la vacuole, quand le liquide qu'elle contient n'a pas encore été modifié par des sécrétions et des dissolutions, c'est-à-dire quand la tension superficielle a est considérable.

Voilà une masse de microbes ou de grumeaux albumineux agglomérée au centre d'une vacuole sphérique et subissant une très forte pression. En outre, les particules ainsi agglomérées et

(1) *Bull. sc.*, t. XXIII, p. 284.

placées très près les unes des autres, sont soumises à une certaine cohésion en raison même de leur rapprochement ; cela explique naturellement la formation d'une sphère solide. D'ailleurs, nous avons vu (1) que le contenu de la vacuole subit ultérieurement des modifications importantes et que sa réfrangibilité se rapproche de celle du protoplasma. Il est certain que la nature plus ou moins visqueuse du liquide épais ainsi élaboré ne peut qu'augmenter l'adhérence mutuelle des particules constituant la masse centrale et suffit à agglutiner des substances dures comme les grains de carmin, par exemple.

Il ne semble donc pas qu'il soit nécessaire de faire l'hypothèse d'un phénomène particulier et fort complexe pour expliquer cette *agrégation* sur laquelle M. Greenwood a appelé l'attention des naturalistes.

*
* *

A propos des propriétés capillaires des vacuoles, je reviens sur l'acte même de l'ingestion. J'ai déjà cité (2) la description que Dujardin donne de ce phénomène chez les Infusoires péritriches ; j'ai exposé, en outre, le rôle antagoniste de la tension superficielle du tube de Dujardin qui résiste à la pression déterminée par le courant d'eau du tourbillon. Voici quelques nouvelles observations à ce sujet.

Il arrive souvent, quand un Carchesium ou un Epistylis est déjà bourré de vacuoles digestives, que leur stationnement à côté du fond de l'œsophage empêche le tube de Dujardin d'acquérir une profondeur suffisante et s'oppose ainsi à la formation d'une nouvelle vacuole digestive. J'ai observé dans ces cas, un mouvement ciliaire continu et infructueux, ayant peut-être un but respiratoire ; quelques bactéries tournoyaient au fond du tube, et, de temps en temps, une nouvelle proie venait s'ajouter à celles que renfermait déjà l'infundibulum, mais il fallait attendre fort longtemps pour voir se former une nouvelle vacuole. J'ai eu idée d'ajouter à la préparation que j'observais ainsi quelques grains d'amidon de riz. Il suffisait

(1) *Bull. sc.*, t. XXIII, p. 324.

(2) *Bull. sc.*, t. XXIII, p. 290.

souvent qu'un petit groupe de ces grains, beaucoup plus volumineux que les bactéries voisines, fût entraîné dans le tourbillon pour décider la brusque formation d'une vacuole. Il est certain que la force vive de ce projectile, de masse bien plus grande que les bactéries, lutte victorieusement en arrivant très vite au fond de l'entonnoir, contre la tension superficielle antagoniste et augmente ainsi la profondeur du tube de Dujardin, dont les parois glutineuses se soudent alors vers le milieu de sa longueur. Cette expérience apporte un nouvel exemple de l'absence de phénomène *volontaire* dans le fait de l'ingestion chez les Infusoires à tourbillon.

Pendant qu'une vacuole est en préparation, il n'est pas rare que sans aucune raison apparente, les *Carchesium* comme la plupart des Vorticelliens, se rétractent brusquement sur leur pied et deviennent sphériques, pour se détendre ensuite lentement et reprendre leur forme campanulée. Dans ces conditions, *il n'y a jamais, par le fait de la contraction, formation d'une vacuole*, même s'il y a beaucoup de matière au fond de l'infundibulum. On s'en rend compte facilement quand on a affaire à un individu chargé d'un petit nombre de vacuoles que l'on peut compter. Il suffit de déterminer artificiellement une contraction par une secousse donnée au porte-objet au moment où un corps de forme remarquable attend l'ingestion au fond du tube. Après le phénomène, quand le péritriche se détend, on retrouve le corps remarqué *dans l'œsophage*, et non, comme on aurait pu le croire, dans une vacuole nouvelle que la contraction aurait détachée du fond du tube. En revanche, si une masse qui doit être rejetée est près de l'anus, elle est fort souvent expulsée pendant la contraction.

Je crois que cette non formation de vacuole dans les conditions précédentes peut être attribuée à l'ordre dans lequel se succèdent les phénomènes partiels de cette contraction brusque et si difficile à observer. Les cils qui bordent le péristome et qui, par leur mouvement vibratoire, déterminent le tourbillon nutritif, semblent en effet s'arrêter *au premier temps* du phénomène, probablement parce qu'ils reçoivent les premiers l'impression qui cause la contraction. Le courant d'eau qu'ils déterminent s'arrête par le fait même et la pression qui creuse le tube de Dujardin au fond de l'entonnoir œsophagien s'annule. La tension superficielle du protoplasma réagit, et les corps étrangers qui avaient pénétré plus avant, se trouvent

ramenés vers l'extérieur. Quant au fait de la défécation facilitée par la contraction, il peut être dû au changement de forme du corps qui détermine une pression vers l'extérieur.

*
* *

Après avoir décrit le stade de l'agrégation et l'avoir interprété comme je l'ai dit plus haut, M. Greenwood distingue deux cas dans la succession des phénomènes ultérieurs. Ou bien les masses agrégées sont emmagasinées, mises en réserve (*stored*) pendant plusieurs heures *après perte du liquide des vacuoles qui les entourait*, ou bien elles sont digérées immédiatement sans temps d'arrêt intermédiaire.

Je m'occupe d'abord du premier cas dans lequel l'auteur décrit une perte du liquide vacuolaire et semble croire, si je comprends bien, que la masse ingérée vient au contact direct du protoplasma de l'Infusoire, la vacuole s'étant rétrécie par disparition du liquide, jusqu'à devenir complètement nulle. J'ai décrit (1) les phénomènes consécutifs à l'ingestion des substances variables chez les Amibes et beaucoup de Ciliés. Toujours, avec une rapidité plus ou moins grande suivant la nature des corps ingérés, *la vacuole se modifie sans changer de grandeur d'une manière appréciable*; son contenu seul présente des modifications physiques, variation de réfrangibilité et de tension superficielle, en relation sans doute avec les phénomènes chimiques qui se passent à son intérieur. Dans tous les cas, *sans changer de dimensions*, la vacuole finit par devenir indistincte parce que son contenu arrive à la même réfrangibilité que le protoplasma ambiant.

Quelquefois, quand le corps ingéré ne contient pas de partie indigeste, tout disparaît ainsi, et il devient impossible de suivre le sort de la vacuole ; c'est, je pense, dans ce cas, que M. Greenwood considère qu'il y a digestion immédiate sans temps d'arrêt intermédiaire.

L'autre cas est le plus fréquent, et, en effet, au bout de quelque temps, la masse ingérée semble en contact direct avec le proto-

(1) *Bull. sc.*, t. XXIII, pp. 283, 303, 307.

plasma ambiant ; mais, j'ai déjà beaucoup insisté là-dessus, il y a modification et non perte du liquide de la vacuole. Une observation est très intéressante à ce sujet ; c'est celle de l'ingestion d'une grande diatomée. Cette algue siliceuse occupe l'axe de la vacuole et est égale en longueur à son diamètre ; quand le processus de la digestion s'accomplit, si les choses se passaient comme le pense M. Greenwood, la vacuole se rétrécissant autour de ce corps long et rigide, prendrait une forme de plus en plus ellipsoïde en s'appliquant contre l'objet ingéré. Il n'en est rien. On constate qu'elle reste parfaitement *ronde*, mais que ses bords deviennent indistincts, comme je l'ai décrit souvent déjà (1).

Voici encore une autre observation qui, souvent répétée, m'a toujours donné le même résultat et qui, je crois, peut apporter une certaine lumière à l'explication des phénomènes. Rien n'est plus facile que de faire avaler des Flagellates verts par de gros Infusoires, comme des *Stentor Rœselii* par exemple. La vacuole perd rapidement son contour distinct, et au bout de quelque temps la chlorophylle du Flagellate, qui *n'est jamais dissoute*, forme une masse brune plus petite que le Flagellate ingéré. Quand, au bout de quelque temps, cette petite masse est rejetée, elle est comprise au centre d'une sphère visqueuse hyaline, *bien plus petite que la vacuole primitive*. Je ne crois pas qu'on puisse dire que le Flagellate a été emmagasiné, mis en réserve, dans ces conditions. Cette observation rappelle celle de M. Fabre Domergue (2), mais l'interprétation me semble devoir être donnée différemment. Les parois de la vacuole ne se sont pas resserrées, mais en son centre se sont accumulées les parties non digestibles sous forme de chlorophylle brunie et d'une petite sphère visqueuse, pendant que la vacuole proprement dite qui entoure cette sphérale, est devenue indistincte du protoplasma ambiant sans avoir changé de volume.

L'intérêt particulier de l'observation précédente est manifeste quand on la compare à la digestion d'une Oscillaire par exemple ; au moment de la défécation, le reste de la vacuole est représenté par une masse centrale de chlorophylle brunie entourée d'une aire

(1) *Bull. sc.*, t. XXIII, p. 307.

(2) Fabre Domergue. Etudes sur les Infusoires Ciliés. *Ann. sc. nat.* 1888, passage cité *Bull. sc.*, t. XXIII, p. 306.

claire de dimensions *à peu près égales* à celles de la vacuole primitive ou vacuole d'ingestion.

De la comparaison de ces deux observations il ressort que dans le cas de l'ingestion d'un corps contenant beaucoup de cellulose, même quand cette cellulose semble dissoute dans le processus de la digestion, la proportion de substance réellement absorbée par l'Infusoire est bien moindre que dans le cas d'un être dépourvu de cellulose. Mais jamais on ne peut dire que la vacuole a disparu par perte de liquide, même dans le cas si curieux de l'ingestion de Zoochlorelles que j'ai décrit autrefois (1) et auquel je reviendrai tout à l'heure.

D'ailleurs, pour ce qui nous préoccupe maintenant, la question importante de la conservation de la vacuole avec ses dimensions primitives n'est pas surtout ce que je veux mettre en lumière. L'interprétation de M. Greenwood diffère surtout de ce que je crois avoir compris, en ce sens que cet auteur considère les matières alimentaires comme mises en réserve *(storage)* sans avoir subi de digestion préalable, mais bien en vue d'une digestion ultérieure dans une vacuole *re-formée*. Au contraire, je suis convaincu que les bords de la vacuole deviennent indistincts par suite de la sécrétion du suc digestif à son intérieur, *et de la dissolution partielle* ou totale des ingesta. Alors les deux cas que M. Greenwood distingue comme si différents, celui de la digestion immédiate et celui du storage, sont en réalité identiques, sauf la présence dans le premier d'une certaine quantité de matières non dissoutes.

M. Greenwood n'insiste pas sur le sort des aliments qui ont subi une digestion immédiate, mais dans le cas de ceux qui ont été mis en réserve par perte du liquide vacuolaire, nous trouvons dans son mémoire une description d'un phénomène singulier, la *re-formation* d'une vacuole autour de ces aliments au bout d'un temps plus ou moins long (jusqu'à 22 heures), et c'est dans cette vacuole qu'aurait lieu la *vraie digestion*. Je n'ai jamais rien constaté de comparable en suivant attentivement pendant de longues heures, des vacuoles qui contenaient des ingesta faciles à distinguer comme des algues vertes, des oscillaires, des diatomées, des flagellates verts. J'avoue

(1) Recherches sur la Symbiose des Algues et des Protozoaires. *Ann. Inst. Pasteur*, 1892.

que je n'ai pas accordé une très longue attention à des vacuoles contenant des masses de petites bactéries, car il est très difficile de distinguer l'une d'elles de sa voisine, au point d'être sûr de la reconnaître après avoir quitté le microscope un instant. Mais un phénomène que j'ai observé et que j'interprète d'une façon toute différente, est peut-être le même que celui dont M. Greenwood donne la description relatée plus haut.

Dans l'exposé que j'ai déjà fait de l'ingestion d'un fragment d'oscillaire, je n'ai pas insisté particulièrement sur l'apparence terminale de la vacuole avant l'éjection, chose qui n'avait pas de rapport à ce moment avec l'objet de mes recherches. Or, voici ce qui se passe :

Au début, nous le savons déjà, la vacuole change d'apparence au point de n'avoir plus de contour visible, — c'est, il me semble, le *stage of storage* de M. Greenwood. Longtemps après, quand la vacuole est très vieille, *ses bords réapparaissent*, mais moins nettement qu'au début de son existence, et il n'y a plus aucune modification visible depuis ce moment jusqu'à l'éjection.

De même, dans le cas de l'ingestion d'un Flagellate vert, la masse brune qui va être rejetée paraît, avant la défécation, entourée d'une petite aire claire circulaire beaucoup plus petite que la vacuole initiale.

Mais, dans ces deux cas, *la masse rejetée par la défécation est précisément cette sphère claire devenue apparente peu de temps auparavant*, et dans laquelle ne s'est plus manifestée depuis ce moment aucune modification.

Serait-ce la réapparition de cette auréole que M. Greenwood interpréterait comme la *re-formation* d'une vacuole. Il y aurait dans tous les cas une différence capitale entre nos manières de voir. M. Greenwood considère comme *liquide* le contenu de la vacuole ainsi formée tardivement autour d'un corps ayant déjà passé plusieurs heures en réserve et insiste même sur le fait que: *solution is effected in a fluid medium.* Au contraire, l'aire claire dont j'ai constaté la réapparition tardive, me semble due à une sphère de mucus consistant ; le phénomène de l'éjection tend à le prouver et je l'ai d'ailleurs constaté expérimentalement en écrasant l'animal avant que l'éjection ait lieu, ou, ce qui est plus simple, en le tuant par l'ammoniaque qui désagrège toute sa substance et laisse isolées quelque temps les sphérules muqueuses contenant le reste de chlo-

rophylle brunie. Quand on pratique cette opération, toutes les vacuoles jeunes, ayant un contenu aqueux, disparaissent, et laissent *isolé* leur contenu solide qui ne paraît pas ainsi entouré d'une auréole. Il en serait de même pour les vieilles vacuoles si leur contenu était liquide et on constate qu'il n'en est rien.

De l'ensemble de ces remarques, je crois pouvoir conclure ce qui suit :

Quand une Oscillaire, par exemple, est avalée par un Infusoire, elle se trouve d'abord dans une vacuole claire contenant de l'eau extérieure. Cette vacuole est le siège d'une sécrétion qui détruit la phycocyanine diffusée et brunit la chlorophylle, en même temps qu'elle digère le protoplasma de l'algue ; l'action digestive se prolongeant, la matière qui réunit les cellules, puis la paroi même de ces cellules, se dissolvent donnant probablement une masse muqueuse de consistance peu fluide. A ce moment, la vacuole contient donc une partie solide (le résidu brun de chlorophylle qui est au centre), une partie semi-liquide mucilagineuse et une partie liquide provenant de la digestion des substances albuminoïdes. Ces deux dernières substances mélangées remplissent la vacuole, dont la réfrangibilité est à ce moment égale à celle du protoplasma ambiant, ce qui empêche qu'elle soit distincte. Voilà le résultat du processus de *digestion*. L'*absorption* vient ensuite et est optiquement constatable par la réapparition tardive du contour de la vacuole. Il est probable que les parties liquides assimilables de la sphère résultant de la digestion diffusent dans le protoplasma ambiant, et quand la sphère en question est épuisée de tout ce qu'elle contenait de nutritif, elle est redevenue claire avec un contour net, toujours moins net cependant, que celui d'une vacuole récemment formée. Cette masse sphérique mucilagineuse qui provient peut-être en grande

partie de la dissolution des celluloses, est rejetée avec son résidu central de chlorophylle brunie. — Elle a à peu près *les mêmes dimensions* que la vacuole initiale.

Dans le cas de l'ingestion d'un Flagellate vert, tout se passe de même, moins la présence de phycocyanine et de cellulose. Mais, la sphère qui réapparaît avant l'éjection autour de la masse de chlorophylle brunie, est moins claire que dans le cas de l'oscillaire et surtout, *beaucoup plus petite que la vacuole initiale* — probablement parce que les substances animales ingérées contiennent très peu de matière non assimilable. Les animaux seraient relativement plus nourrissants que les végétaux, même quand ceux-ci semblent subir une dissolution complète dans les vacuoles digestives.

*
* *

Un second mémoire publié par MM. Greenwood et E. R. Saunders dans le vol. XII du « Journal of Physiology », 1894, sous le titre : « On the rôle of acid in Protozoan digestion », comprend deux parties distinctes. Dans la première, ces auteurs relatent des expériences faites en dehors de toute préoccupation de l'existence d'une sécrétion acide, sur un certain nombre d'espèces de Myxomycètes, dans le but de comparer les divers stades de la digestion chez ces êtres à ceux que nous venons de rencontrer chez les Carchesium. Ils ont observé, soit l'ingestion de bactéries et de *petits* organismes, soit celle de masses inertes *d'un volume considérable*, comme des groupes de cellules de sclérotes de Myxomycètes, ou des groupes de grains d'aleurone.

Dans le premier cas, tout se passe comme chez une Amibe ou un Infusoire ; il y a au début une vacuole très nette autour des substances ingérées, et ces substances s'agglomèrent au centre comme nous l'avons vu plus haut, fait qui s'explique facilement par la forme sphérique et la dimension exigue des vacuoles. Aucune de ces observations n'a été poussée plus loin que le stade d'agrégation.

Dans le second cas, il y a des différences que les auteurs attribuent à la nature inerte des substances ingérées (par opposition avec des substances vivantes). Je crois qu'il faut faire intervenir seulement la question de dimension et qu'il y a là une série de phénomènes ne devant pas être comparés avec ceux qui se passent chez des Amibes incapables d'ingérer d'aussi grosses masses de nourriture.

D'abord, les ingesta sont au début non entourés de vacuole, *non vacuolés*, suivant l'expression de MM. Greenwood et Saunders, ce qu'ils attribuent à leur *immotilité*. C'est certainement à leurs dimensions considérables (que les auteurs signalent à plusieurs reprises sans y insister beaucoup) qu'est due l'apparence ainsi décrite.

Supposons un grain de poussière très exigu *mouillé* par de l'eau ; retirons-le de l'eau et plongeons-le dans de l'huile ; la petite goutte d'eau qu'il a entraînée par attraction moléculaire suffira à faire autour de lui une auréole sphérique, une vacuole, au milieu du liquide avec lequel cette eau n'est pas miscible. Un corps de grande dimension, également *mouillé*, entraînera bien aussi avec lui une couche liquide dont l'épaisseur sera du même ordre de grandeur que le rayon de la sphère englobant le grain de poussière, mais cette couche liquide épousera la forme du corps immergé et deviendra inappréciable. C'est absolument le cas ici, car quiconque a vu cheminer une Amibe, est convaincu que le *protoplasma vivant* a toutes les apparences d'un liquide non miscible avec l'eau ambiante.

Pour la suite du phénomène décrit par MM. Greenwood et Saunders, la même comparaison donne une explication très plausible. « Quand » on observe une masse récemment ingérée de grains d'aleurone ou » de cellules de sclérote, on voit l'un de ces grains, puis un autre, se » séparer de la masse totale et être entraîné quelquefois à l'autre » extrémité du plasmode. On ne constate pas une semblable dispersion » des organismes vivants ingérés, et la nature *de la force qui* » *dissocie la matière inerte* n'est pas claire ».

Cela tient simplement à ce que les organismes vivants ingérés sont des bactéries incluses dans une très petite vacuole, et qu'au contraire, les matières inertes en question ont un très gros volume. Dans le premier cas, c'est *la vacuole* elle-même qui résiste à la dilacération par les courants prot plasmiques, *indépendamment des corps solides qu'elle contient* ; dans le second cas, la cohésion seule des éléments solides est à considérer.

Rappelons-nous une observation très courante. Quand du mercure tombe sur une surface solide il se sépare en gouttes de dimensions très variables ; une goutte de forte taille se laisse facilement diviser par des moyens mécaniques extérieurs, par un courant d'eau par exemple, en gouttes plus petites ; une goutte très petite, au contraire, peut être agitée en tous sens sans se dissocier ; l'importance des actions capillaires dans le cas d'une goutte petite est d'ailleurs évidente par sa forme sphérique, due aux seules attractions moléculaires malgré l'énorme densité du mercure. Et combien sont plus petites encore les vacuoles dans lesquelles se trouvent les ingesta des Protozoaires !

Il me semble donc qu'il faut voir seulement dans la très intéressante observation de MM. Greenwood et Saunders, un phénomène physique simple, indépendant de la nature vivante ou inerte de la substance ingérée et non une sorte de particularité vitale ayant pour *but* de placer chaque fragment des ingesta « *in a better position for subsequent solution.* »

Et, que deviendrait dans le cas précédent, ce coagulum formé par la rétraction d'une substance visqueuse dans la vacuole et auquel ces auteurs attribuent un tel caractère de généralité ? Pourquoi s'opposerait-il à la dissociation d'une masse de bactéries, *toutes séparées les unes des autres avant l'ingestion*, et serait-il impuissant à empêcher la dispersion par les courants protoplasmiques de grains déjà unis préalablement les uns aux autres ? il y a là une évidente contradiction.

Une fois dissocié, les divers grains de la masse ingérée se trouvent chacun dans une vacuole, et le phénomène devient comparable en tous points à celui qui se passe chez les Amibes. Les auteurs décrivent soigneusement et avec beaucoup de clarté, la dissolution des ingesta ; il reste autour des particules non dissoutes une masse sphérique mucilagineuse formant « *the cast or mould of the interior of the vacuole* », et identique à ce que j'ai signalé pour les digestions d'oscillaires par exemple.

*
* *

La deuxième partie du mémoire dont nous nous occupons a pour objet l'étude de ce que deviennent les réactifs indicateurs de l'acidité au cours des phénomènes de digestion.

J'ai établi autrefois (1) que chez tous les Protozoaires vivant dans l'eau, une sécrétion acide a lieu dans toute vacuole digestive dès le début de sa formation et peut, dans la plupart des cas, amener à être effectivement acide le contenu primitivement alcalin de cette vacuole. Cet acide sécrété dans tous les cas est probablement utile au processus de digestion qui s'accomplit ensuite, mais, dès que commence la solution des substances ingérées, la vacuole devient le siège de phénomènes extrêmement complexes que la chimie moderne n'a pas encore su débrouiller, même en agissant in vitro sur de grandes quantités de substance, et qu'il serait illusoire de chercher à analyser sous le microscope par le seul secours de réactifs colorants. Je ne crois donc pas qu'à partir de ce moment, l'étude de la réaction de la vacuole puisse présenter un grand intérêt physiologique, et d'ailleurs, je reste convaincu que le tournesol et l'alizarine sulfoconjuguée nuisent assez rapidement à l'animal qui les a avalés (2).

MM. Greenwood et Saunders ont vérifié la sécrétion d'acide au début ; il ont continué à suivre le sort des vacuoles contenant des réactifs colorants et ont décrit un certain nombre de variations de couleur sur lesquelles je n'insisterai pas longtemps ; leur conclusion est que (au cours des phénomènes chimiques complexes qui se passent dans la vacuole pendant son séjour dans l'organisme), la réaction acide peut diminuer et faire place à une réaction alcaline. Malheureusement, les résultats obtenus ne s'accordent pas, suivant la substance colorante employée, ce que les auteurs ne font d'ailleurs pas remarquer. Ainsi, les grumeaux d'alizarine sulfoconjuguée sont toujours mis en *storage* dans le protoplasma avec la teinte rose (3) caractéristique d'une certaine *alcalinité* (4); au contraire, les grumeaux colorés au tournesol sont emmagasinés avec la teinte rose (5) caractéristique d'une certaine *acidité*.

(1) *Bull. Sc.*, t. XXIII, 1891.

(2) *Bull. Sc.*, t. XXIII, p. 289.

(3) *Journal of physiology*, vol. XVI, p. 452.

(4) *Bull. Sc.*, t. XXIII, p. 275.

(5) *Journal of physiology*, vol. XVI, p. 451

Je crois qu'il vaut mieux tenir compte de l'observation faite avec l'alizarine sulfoconjuguée, car le tournesol m'a semblé particulièrement nuisible aux péritriches (1). Donc, pendant la période de *storage*, c'est-à-dire, à mon avis, pendant la période durant laquelle a lieu la diffusion dans le protoplasma ambiant des substances assimilables contenues dans une vacuole à contours indistincts, la réaction serait légèrement alcaline ; elle le deviendrait davantage à la fin de l'existence de la vacuole, quand l'équilibre d'échanges étant établi, les contours de la vacuole sont redevenus distincts; et, comme le font remarquer avec soin les auteurs, cette alcalinité est toujours un peu moindre que celle de l'eau extérieure, *ce qui correspond exactement à la réaction habituelle du protoplasma des Infusoires*. A ce moment donc, le contenu de la sphérule mucilagineuse participerait à la réaction du protoplasma ambiant, ce qui s'accorde fort bien avec l'opinion que j'ai exposée relativement au mécanisme de la sécrétion d'acide dans les vacuoles (2).

Au contraire, en acceptant l'interprétation donnée par MM. Greenwood et Saunders à leurs observations, on revient en arrière jusqu'au point où en était la question avant le mémoire de M. Metchnikoff (3). D'après eux, en effet, ce qu'ils appellent *the true digestion* aurait lieu dans le milieu *alcalin* de la vacuole *re-formée*. Ainsi, il y aurait, dans le plasmode des Myxomycètes par exemple, d'une part une diastase pouvant agir seulement en milieu acide, d'autre part une sécrétion acide au début de l'existence des vacuoles, et le phénomène de digestion aurait lieu, *plus tard*, dans une vacuole alcaline, c'est-à-dire à un moment où aucun des deux facteurs précédents ne peut être d'aucune utilité.

*
* *

J'ai rappelé plus haut le cas particulier où le corps ingéré par un Protozoaire est une Zoochlorelle capable de vivre en symbiose avec cet animal. J'y reviens un instant car j'y trouve quelque rapport avec le « *stage of storage* » de MM. Greenwood et Saunders.

(1) *Bull. Sc.*, t. XXIII, p. 272.

(2) *Bull. Sc.*, t. XXIII, pp. 300, 301.

(3) *Annales de l'Institut Pasteur*, 1889.

Une Zoochlorelle avalée par un *Paramecium bursaria* se trouve au début dans une vacuole à contours très-nets, comme cela a lieu pour tous les ingesta, et cette vacuole est évidemment constituée par une goutte du liquide ambiant restée adhérente à l'algue ingérée Mais ce qu'il y a de particulier dans ce cas très spécial, c'est qu'au bout d'un temps très-court, moins de dix minutes, le contour de cette vacuole a disparu sans que son volume ait diminué un instant, c'est-à-dire comme cela a lieu pour un corps digestible, mais *beaucoup plus vite*. A partir de ce moment, la Zoochlorelle doit être considérée comme étant en *contact direct* avec le protoplasma ambiant ; les deux protoplasmes, animal et végétal, sont séparés par une membrane de cellulose à travers laquelle peuvent se faire des échanges réciproques utiles à chacun d'eux, *sans qu'aucun d'eux soit dans une position inférieure vis-à-vis de l'autre*. La symbiose est établie (1).

Il y a un grand intérêt à ne pas laisser passer inaperçue la rapidité du phénomène. Dans le cas de l'ingestion d'un corps solide quelconque, la disparition du contour de la vacuole semble survenir par suite de la sécrétion de liquides digestifs dans son intérieur, et surtout par la dissolution partielle ou totale du corps qu'elle contient. C'est donc un corps déjà digéré ou au moins ayant subi un important commencement de digestion, qui vient en contact avec le protoplasma au *stage of storage*.

Dans le cas de la Zoochlorelle ingérée, c'est tout différent ; la Zoochlorelle cesse rapidement de se trouver dans les conditions d'infériorité qu'entraîne la situation dans une vacuole siège naturel d'une sécrétion digestive et aussi d'une pression peut-être non moins dangereuse. Toutes les conditions semblant les mêmes par ailleurs, on ne peut guère attribuer cette différence saisissante qu'à une substance provenant de la Zoochlorelle elle-même. Nous savons combien la diffusion est rapide dans une vacuole de dimension petite (2). Si nous supposons que la Zoochlorelle contient une

(1) Recherches sur la symbiose des Algues et des Protozoaires. *Ann. Inst. Pasteur*, 1892. Depuis que j'ai écrit cela, j'ai constaté des digestions de corps solides se trouvant directement en contact avec le sarcode chez les Gromies. (Voyez le mémoire que j'insère dans le même numéro de ce *Bulletin*.) Je reviendrai dans une autre note sur les conditions de la symbiose et du parasitisme intracellulaire.

(2) *Bull. Sc.*, t. XXIII, p. 309.

substance spéciale dont la solution dans l'eau rend cette eau miscible avec le protoplasma ambiant, nous comprenons tout de suite, que cette substance diffusant rapidement dans la vacuole fasse disparaître cette vacuole même, avant que son existence ait pu nuire à l'algue qui s'y trouve. Et cette propriété particulière permet d'expliquer que la Zoochlorelle arrive à se mettre en symbiose avec un Infusoire dans lequel d'autres d'algues absolument analogues comme forme et comme dimension sont digérées grâce à la persistance de la vacuole.

Enfin, quoique par un processus différent, voilà cette Zoochlorelle dans la position exacte du *storage* de MM. GREENWOOD et SAUNDERS, et il ne réapparaît jamais de vacuole autour d'elle.

J'ai insisté un peu longuement sur tous ces phénomènes pour bien mettre en évidence l'importance, capitale à mon avis dans l'acte de la digestion intracellulaire, de l'existence autour des corps ingérés *d'une vacuole* DE DIMENSIONS TRÈS EXIGUËS *et remplie au début de l'eau extérieure.*

La pression à l'intérieur de cette vacuole intervient peut-être dans la mort si rapide des êtres ingérés vivants ; aux propriétés de diffusilité spéciales à cette petite vacuole aqueuse est due la dialyse rapide qui y amène un acide provenant d'un milieu périphérique alcalin ; enfin, le liquide qui la remplit semble déjà devoir être un liquide digestif complet et le corps ingéré avoir déjà subi une digestion partielle ou totale quand, la vacuole cessant d'être distincte, les ingesta paraissent venir au contact direct du protoplasma ambiant.

On peut donc donner une explication plausible, sans faire intervenir de force *vitale* plus ou moins obscure, à presque tous les phénomènes qui se passent DANS UNE VACUOLE DE DIMENSIONS TRÈS PETITES.

Lyon, 17 Novembre 1894.

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DES ÉPICARIDES,

PAR

A. GIARD ET J. BONNIER

XX

SUR LES ÉPICARIDES PARASITES DES ARTHROSTRACÉS ET SUR QUELQUES COPÉPODES SYMBIOTES DE CES ÉPICARIDES.

(Planches V-XIII).

Il y a six ans (**89**[b], page 287) (1), nous annoncions notre dessein de publier un travail d'ensemble sur les Épicarides de la famille des *Cabiropsidæ*.

D'après l'idée que nous en avions alors, cette famille devait comprendre à la fois les Isopodes connus en très petit nombre comme vivant en parasites sur d'autres Isopodes et le curieux groupe des *Podascon*, parasites des Amphipodes, dont nous venions de révéler l'existence (C. R. 29 avril 1889).

Le long temps écoulé depuis notre promesse n'étonnera nullement nos confrères, qui savent combien sont rares les parasites en question et quelles difficultés on rencontre pour obtenir un matériel suffisant. En outre, comme la découverte de ces animaux très petits et généralement très protégés, est le plus souvent due à un heureux

(1) Les chiffres en caractères gras et entre parenthèses renvoient à l'Index bibliographique, page 483.

hasard, la conservation des spécimens étudiés n'est pas toujours parfaite, ce qui vient encore augmenter l'embarras du zoologiste et multiplier les chances d'erreur.

Cependant l'empressement que les carcinologistes ont mis à répondre à notre appel en nous communiquant leurs trouvailles, a beaucoup facilité notre tâche. C'est un devoir pour nous de ne pas laisser dans l'ombre le produit de tant d'efforts et de bonne volonté. Aussi, tout en reconnaissant les lacunes de ce travail, pour lequel nous réclamons l'indulgence de nos lecteurs, nous ne voulons pas tarder plus longtemps à faire connaître les résultats obtenus. Les amener à l'état que nous avions désiré exigerait un trop long délai et, tels qu'ils sont, les faits acquis auront, pensons-nous, quelque utilité pour le progrès de la science.

Kossmann le premier a signalé (**72**) un Isopode parasite d'un Isopode. Chose singulière, il s'agissait d'un parasite au second degré. C'est, en effet, dans la cavité incubatrice d'un *Bopyrus* recueilli par Semper aux Philippines, que fut trouvé le *Cabira lernæodiscoides*. Malheureusement, le *Bopyrus* n'a pas été décrit et on ne sait pas non plus sur quel Décapode il vivait. Quant au *Cabira*, d'après la description très sommaire de Kossmann et les figures qui l'accompagnent, on peut supposer qu'il se rapprochait des *Cryptoniscus* et des *Danalia*. Toutefois, Kossmann déclare que les organes internes n'avaient pas subi une notable régression.

Dans un travail postérieur (**84**) Kossmann, sans donner plus de renseignements sur ce parasite dont il n'a eu qu'un exemplaire, change le nom de *Cabira* en celui de *Cabirops*(1), le nom de *Cabira* étant préoccupé (Treitschke 1825 *Cabera*, Jodoffsky 1837 *Cabira*, Lépidoptères).

(1) Tout en respectant le scrupule de Kossmann, nous le trouvons quelque peu exagéré. Il n'y a pas grand inconvénient à ce qu'un même nom générique soit répété dans des groupes aussi éloignés que les Lépidoptères et les Crustacés isopodes. Sans doute, il faut autant que possible éviter les noms faisant double emploi : mais la complication résultant du changement de nom est souvent aussi fâcheuse que la confusion éventuelle des homonymes, confusion peu probable lorsqu'il s'agit d'un animal et d'un végétal ou de deux animaux appartenant à des classes très différentes. Si, comme pour le cas actuel, la correction est faite par l'auteur lui-même, il n'y a pas à craindre un autre abus bien détestable : sous prétexte de faire observer les lois de la nomenclature, de prétendus zoologistes s'érigent en policiers de la science et, sans avoir jamais étudié tel ou tel groupe, remplacent par leur nom le nom des créateurs d'un genre ou d'une espèce, donnant ainsi l'illusion d'un savoir qui se borne en réalité à la connaissance des mots.

Dix ans après la découverte de *Cabirops*, G.-O. Sars (**82**) a décrit et figuré sous le nom de *Cryptothiria* (?) *marsupialis*, un Épicaride parasite de *Eurycope cornuta* G.-O. Sars et *Ilyarachna longicornis* G.-O. Sars, sur les côtes méridionales de Norwège. Comme nous l'avons dit ailleurs (**87**, p. 220), il est probable que chacun de ces deux hôtes héberge un parasite particulier et que le nom de *C. marsupialis* désigne deux formes différentes. Nos recherches récentes n'ont fait que confirmer ce que nous savions de la spécifité des Épicarides, même chez des hôtes très voisins.

F.-E. Beddard, dans son *Report* sur les Isopodes du Challenger (**86**, p. 175), signale en ces termes l'existence d'un Épicaride parasite de *Serolis cornuta* : « Une espèce appartenant vraisemblablement au genre *Hemioniscus* a été trouvée à l'état larvaire » fixée sur la surface dorsale des anneaux antérieurs de *Serolis* » *cornuta*. C'est, je crois, une grande rareté que la rencontre d'un » Isopode parasite sur un Isopode. En tout cas je n'en connais qu'un » exemple mentionné dans *Bronn's Classen und Ordnungen des* » *Thierreichs*, où il est donné une liste complète des Crustacés » parasites avec leur distribution ». L'exemple cité par Gerstæcker est celui du *Cabirops* signalé par Kossmann. Quant à l'Isopode vu, mais non décrit, par Beddard, tout ce qu'on peut en dire c'est qu'il n'appartient certainement pas au genre *Hemioniscus*.

Tels sont les maigres renseignements que nous trouvons dans la littérature relativement aux Épicarides parasites des Isopodes. Nous sommes encore moins riches en documents concernant les Isopodes parasites des Amphipodes.

Le premier Épicaride présentant cette particularité éthologique fut décrit par nous en 1889, sous le nom de *Podascon della Vallei* (**89**[a]). Il s'agissait d'un parasite d'*Ampelisca diadema* A. Costa qui nous avait été obligeamment envoyé par le professeur Della Valle.

Depuis, notre ami Chevreux voulut bien reviser à notre intention les nombreux *Ampeliscidæ* de sa collection et nous adressa des exemplaires d'*Ampelisca spinipes* A. Bœck, *A. spinimana* Chevreux et *A. tenuicornis* Lilljeborg, porteurs de parasites qui, à première vue, nous semblèrent appartenir au genre *Podascon* (**89**[c], p. 353, note). Mais un examen plus attentif nous montra qu'un

seul de ces Amphipodes, *Ampelisca spinimana*, portait réellement un Épicaride, auquel nous avons donné le nom de *Podascon Chevreuxi* (**93**). Les autres parasites étaient des Copépodes appartenant aux familles des *Choniostomatidæ* et des *Herpyllobiidæ* dont nous reparlerons ci-après.

Enfin, tout récemment, Th. R. Stebbing (**94**) signala et décrivit, dans les Amphipodes recueillis dans les mers arctiques par le *Willem Barents*, un Épicaride, encore à un stade larvaire, parasite d'*Onesimus plautus* Kröyer.

Tout en faisant ressortir (**89**[a], p. 2), les différences profondes qui séparent les *Podascon* d'avec le genre *Cabirops*, nous avions cru pouvoir, ainsi que nous l'avons rappelé, réunir provisoirement dans la famille des *Cabiropsidæ* les Épicarides parasites des *Arthrostraca* (Amphipodes et Isopodes). Les *Cabiropsidæ* ainsi compris présentaient de grandes affinités d'une part avec les *Cryptoniscidæ*, d'autre part avec les *Dajidæ*, affinités que nous avions déjà entrevues lorsque nous ne connaissions encore que les formes parasites des Isopodes (**87**, p. 221).

L'étude plus complète que nous avons pu faire d'Épicarides parasites des *Idotheidæ* et d'une forme parasite au second degré d'un *Podascon* de l'*Haploops tubicola* Lilljeborg, nous a démontré que le type morphologique des *Cabiropsidæ*, parasites des Isopodes, s'écarte tellement de celui des *Podasconidæ*, parasites des Amphipodes, qu'il convient de séparer nettement ces deux familles, chacune d'elles se rattachant par des modifications divergentes soit à la souche ancestrale des *Cryptoniscidæ*, soit aux formes parallèles de la famille des *Dajidæ*.

Dans les pages qui vont suivre nous décrirons aussi complètement que possible et nous figurerons d'après nature :

1° deux formes parasites des *Idotheidæ* provenant pour la plupart des riches collections du Musée de Copenhague (genre *Clypeoniscus*) ;

2° un Épicaride de la même famille de *Cabiropsidæ*, du genre nouveau *Gnomoniscus*, parasite d'un *Podascon* d'*Haploops tubicola*, que nous signalons ci-dessous ;

3° trois espèces du genre *Podascon* dont nous avons parlé antérieurement d'une façon sommaire et sans en donner de figures.

Nous rapprocherons ces espèces des types voisins décrits par nos prédécesseurs en poussant cette comparaison aussi loin que peuvent le permettre les renseignements souvent trop vagues donnés par les auteurs. Nous essaierons de préciser la diagnose des familles des *Podasconidæ* et des *Cabiropsidæ* et les rapports de ces familles avec les autres Épicarides.

Enfin, comme complément de ce travail, nous étudierons des Crustacés Copépodes dont l'histoire éthologique est intimement mêlée à celle des *Podascon*. Ces Crustacés appartiennent pour la plupart à la famille des *Choniostomatidæ* et au genre *Sphæronella*, dont nous nous sommes déjà plusieurs fois occupés (**89**[a] et **93**). Certains d'entre eux cependant s'écartent assez des *Choniostomatidæ* typiques pour que H.-J. Hansen ait proposé de les réunir avec d'autres Copépodes parasites des Annélides, dans une famille nouvelle, les *Herpyllobiidæ*. Nous indiquerons les raisons qui nous empêchent d'admettre sur ce point la manière de voir de notre savant ami.

Nous nous faisons un plaisir de remercier ici les zoologistes qui ont bien voulu nous aider en nous procurant de précieux matériaux, parfois même des échantillons uniques de leurs collections. Ce sont MM. Ed. Chevreux, le Prof. A. Della Valle de Modène, le Rév. Th. R. Stebbing et particulièrement le Prof. Meinert et le Dr H.-J. Hansen, du Musée de Copenhague.

A tous nous adressons de tout cœur l'expression de notre bien vive reconnaissance.

LES CABIROPSIDÆ,

ÉPICARIDES PARASITES DES ISOPODES.

Le genre *Clypeoniscus*.

Dans le matériel mis gracieusement à notre disposition par le Musée de Copenhague, nous avons trouvé deux espèces différentes d'Isopodes parasites. Le plus grand nombre des hôtes appartenaient à l'espèce *Idothea marina* Linné, et provenaient pour la plupart des

côtes du Danemarck ; l'un d'eux cependant avait été recueilli dans la Manche par E. WARMING. D'autres Isopodes, en moins grand nombre, étaient des *Edotia nodulosa* KRÖYER, et les deux tubes qui les contenaient portaient les indications suivantes :

« Godhavn (Grönland), 8-10 Fv., HOLBÖLL leg. »
et « Jugor Schar, 6 Fv., *Djimphna*, TH. HOLM leg. »

Enfin, un dernier tube renfermait un exemplaire d'*Idothea robusta* KRÖYER, provenant du Groënland, mais sa cavité incubatrice ne contenait qu'une partie de la ponte, formant une petite masse, qui avait fait croire à l'existence d'un Bopyre.

Tous les exemplaires des deux premières espèces, sept individus pour l'*I. marina*, et quatre pour l'*Edotia nodulosa*, étaient porteurs d'Épicarides de deux espèces différentes, mais appartenant à un même genre que nous nommerons *Clypeoniscus*, pour rappeler une particularité morphologique importante de l'embryon. Nous donnons au parasite d'*Edotia* le nom spécifique de *Meinerti* et à celui d'*Idothea* le nom de *Hanseni*, en priant MM. MEINERT et HANSEN d'en accepter la dédicace, en témoignage de notre reconnaissance pour leur libéralité.

Ces deux formes d'Épicarides, parasites de genres très voisins, sont elles-mêmes très semblables, comme c'est la règle dans le groupe. Nous reviendrons sur les quelques différences qui les distinguent spécifiquement en passant en revue les différentes espèces de la famille des *Cabiropsidæ* ; dans la description qui va suivre, nous prendrons pour type tantôt l'une, tantôt l'autre des deux espèces, la rareté du matériel ne nous ayant pas permis de suivre toute l'évolution dans une seule espèce.

Description de la femelle.

Quand, l'Idotée parasitée étendue sur la face dorsale et présentant sa face ventrale à l'observateur, on écarte les cinq paires de lamelles incubatrices, on aperçoit au niveau des 2e, 3e et 4e segments thoraciques, un corps régulièrement ovoïde, légèrement atténué aux deux extrémités du grand axe et montrant une apparence très vaguement segmentée ; il semble rempli exactement d'une masse

compacte de petits grains, jaunâtres dans l'alcool, qui sont des œufs distendant la cavité incubatrice. Vers le milieu de la surface qui n'est pas appliquée à la partie ventrale de l'hôte, et un peu vers le bas (Pl. VII, fig. 20), on remarque une tache d'un blanc mat *(d)*. Si l'on détache ce corps ovoïde et si l'on examine l'autre face, on voit qu'elle est divisée longitudinalement par un sillon qui s'étend d'une extrémité à l'autre (fig. 21, *r*.) Sur quelques individus, on trouve généralement, vers l'extrémité la plus rapprochée de la tête de l'hôte, un très petit Isopode, à peine visible à l'œil nu, mesurant $0^{mm},85$, mais présentant toutes les particularités typiques du groupe : ce dernier est le mâle *Clypeoniscus*, tandis que la masse ovoïde, remplissant la cavité incubatrice de l'hôte, est la femelle réduite à un simple sac incubateur rempli d'embryons.

Nous sommes donc en présence d'un cas nouveau de parasite gonotome substitutif : car toujours l'hôte est stérile, quel que soit son sexe et, chez la femelle, le parasite occupe la place qu'occuperait normalement la ponte de l'hôte : il profite donc avec sa progéniture, non seulement de la protection des cinq paires de lamelles incubatrices de l'Idotée, mais aussi du courant d'eau déterminé par le mouvement des palettes pléales. Cependant nous devons signaler un cas où la castration semblait ne pas avoir été complète : en ouvrant la cavité incubatrice d'une *Edotia nodulosa*, nous avons trouvé un unique embryon très avancé et déjà reconnaissable par les saillies des segments thoraciques, cramponné sur le Bopyrien, dans la position figurée Pl. VII, fig. 21 (*E*). Cet embryon solitaire était-il le seul produit de l'*Edotia* épuisée par son parasite ou bien provenait-il d'une autre femelle ? On sait en effet que les embryons des Idothéides, lorsqu'ils ont acquis une certaine taille, nagent librement près de la femelle et se réfugient dans la cavité incubatrice de leur mère au moindre danger, et l'on peut supposer que l'un d'eux, en pareil cas, s'est trompé de cavité incubatrice.

La dégradation de la femelle adulte de *Clypeoniscus* est telle que si nous n'avions eu la chance de trouver quelques stades moins avancés, il nous eût été impossible de distinguer l'extrémité antérieure de la postérieure. Seule la loi de position constante du parasite Bopyrien par rapport à son hôte eût pu nous donner quelques indications : on sait en effet que toujours le parasite a la face ventrale accolée à la face ventrale de l'hôte et la tête tournée

vers son extrémité postérieure. C'est bien là, en effet, la position du *Clypeoniscus*, comme nous l'a montré un stade jeune de la femelle, qui avait encore conservé les parties distinctes du segment céphalique et des deux premiers segments thoraciques.

Nous avons figuré cet exemplaire, vu par la face dorsale et la face ventrale, aux fig. 18 et 19 de la Pl. VII. C'était une petite masse mesurant $3^{mm},2$ et formant une sorte de disque aplati. L'extrémité antérieure fixée sur la face ventrale du quatrième segment thoracique de l'*Idothea* présentait, encore parfaitement reconnaissable, un segment céphalique (fig. 22, Pl. VIII), semi-circulaire et garni sur le bord frontal de deux paires de petites protubérances coniques, représentant les antennules et les antennes *(an¹, an²)*, ces dernières un peu plus considérables et biarticulées, tandis que les antennules étaient très réduites et formées d'un seul article ; leurs extrémités distales étaient recouvertes de petites squames (fig. 23). En examinant le segment céphalique par la face ventrale, on voyait encore très nettement l'ouverture buccale à l'extrémité d'un petit rostre formé par la lèvre supérieure *(s)* et la lèvre inférieure *(i)*, celle-ci légèrement échancrée à son sommet. Entre ces lèvres sortaient les extrémités d'une paire de mandibules *(md)* en forme de stylets.

Immédiatement au-dessous, se trouvent les deux premiers segments thoraciques munis chacun d'une paire de péréiopodes (fig. 22, 23, *pt¹, pt²*) de forme trapue et ramassée. A un coxopodite, soudé entièrement au pleuron et mû par des muscles encore parfaitement visibles, faisait suite un basipodite allongé, épais et recouvert de petites squames comme les antennes; les trois articles suivants étaient soudés en un seul, et la patte était terminée par une griffe courte, le dactylopodite, s'articulant avec un propodite renflé. Cette tête et ces deux premiers segments thoraciques étaient, quoique parfaitement reconnaissables encore, rejetés à l'extrémité antérieure du corps et visibles seulement quand on considérait l'animal par la face ventrale. Celle-ci (fig. 18) était nettement segmentée en cinq gros bourrelets gonflés par la masse interne des embryons, mais laissant encore percevoir les bords épaissis et chitineux de chacun des somites : la face ventrale proprement dite était parfaitement dessinée et de part et d'autre de chaque segment les parties pleurales *(l)* s'étaient gonflées sous la poussée de l'énorme ponte et formaient des bosses hémisphériques séparées les unes des autres par un plancher chitineux.

Ces segments, qui représentaient les cinq derniers somites thoraciques de l'Isopode typique, étaient encore tout aussi visibles sur la face dorsale (fig. 19) : les terga *(t)* étaient indiqués par leurs bords chitineux et l'on pouvait même distinguer de longues bandes musculaires s'étendant tout le long de la face dorsale, sur la ligne médiane et sur les bords latéraux de chacun des somites.

A l'extrémité postérieure, mais visible seulement sur la face dorsale, se trouvait le pléon *(p)*, rejeté aussi vers le dos par l'énorme développement de la face ventrale. Il était formé de quelques segments indistincts terminés par un pygidium *(p)*, allongé et échancré à son extrémité distale. Cette partie postérieure du corps est presque dissimulée d'une part par l'énorme développement des parties pleurales du septième segment thoracique et au-dessous par la face ventrale qui la dépasse.

A ce stade de développement, quoique la masse embryonnaire déjà pondue remplisse toute la cavité incubatrice, nous n'avons pu mettre en évidence la communication de cette cavité avec l'extérieur.

Une phase de dégradation plus accentuée nous a été fournie par une femelle de *Clypeoniscus Meinerti* dont nous avons figuré la partie antérieure Pl. VIII, fig. 24. Le segment céphalique (*c*) était encore visible, mais les antennes (an^1, an^2) n'étaient plus que de petites éminences peu distinctes ; l'ouverture buccale (*b*) était restée nette et on la voyait se continuer à l'intérieur par une sorte d'œsophage (*st*) chitineux. Les deux premières paires de pattes thoraciques (pt^1, pt^2) n'étaient plus que deux tubercules situés symétriquement de chaque côté des lignes d'épaississements chitineux (*e*) qui indiquaient encore vaguement les premiers somites. A part ces quelques rudiments d'appendices, il n'y avait plus rien de visible sur la masse informe de la femelle à ce stade.

Quand la femelle devient adulte, elle prend la forme figurée Pl. VII ; les fig. 20 et 21 représentent les faces dorsale et ventrale. C'est alors une masse globuleuse qui semble divisée longitudinalement par un sillon, peu visible à la face dorsale et interrompu, vers la région céphalique (1), par une partie blanchâtre que nous

(1) Nous disons céphalique, bien que nous n'ayons pu trouver à ce stade le moindre renseignement morphologique nous démontrant que la tête était bien à cette extrémité, mais la position du parasite par rapport à son hôte est un sûr garant de l'exactitude de notre interprétation.

appellerons organe dorsal (*d*). Cette petite masse, un peu épaissie, et dont nous n'avons pu déterminer la composition histologique, à cause de l'état de conservation de l'animal, est tout ce qui reste de la partie viscérale de la femelle, ovaire, tube digestif, etc. Hors cela, il n'y a plus que la paroi du corps transformée en enveloppe incubatrice, et ne conservant plus rien rappelant l'Isopode primitif, ni segmentation, ni appendices.

Cependant si on considère la femelle par la face que nous appelons ventrale, vu sa position par rapport à l'hôte, nous voyons que le sillon dorsal se continue sur cette face et prend un aspect tout à fait spécial. Enfoncé entre les masses latérales bourrées d'embryons, il est formé par la superposition d'un système de petites lamelles qu'on peut assez facilement séparer, *sans les déchirer*, et qui permettent de vider complètement la femelle de ses embryons : c'est l'ouverture de la cavité incubatrice.

Nous avons représenté (fig. 25) ce système de lamelles tel que nous avons pu l'étaler sous le microscope, après avoir enlevé la surface dorsale de la femelle. Cette longue fente se termine nettement aux deux extrémités entre les bosses (*b*) antérieures et postérieures de l'animal, et la façon dont s'imbriquent les lamelles qui la ferment est assez compliquée. Très petites aux deux extrémités de la fente, ces lamelles deviennent plus grandes vers la partie ventrale ; elles sont au nombre de dix ou onze paires.

Les fig. 26 et 27 représentent l'extrémité antérieure de la fente vue par la partie extérieure et la partie intérieure (l'observateur étant supposé, dans ce dernier cas, dans la cavité incubatrice). La première paire de lamelle (l^1) est simple, semi-circulaire, et l'une d'elles recouvre l'autre ; mais la deuxième (l^2) et la troisième (l^3) deviennent bien plus compliqués : chacune d'elles est formée d'un double repli de façon à présenter deux lamelles secondaires soudées par un de leurs bords latéraux, tandis que les autres restent libres : elles ménagent donc entre elles une fente semblable à celle formée par une feuille de papier pliée en deux. Quand les bords latéraux de la fente d'ouverture de la cavité incubatrice sont rapprochés, la lamelle secondaire interne du bord droit (fig. 26, i^d) par exemple, pénètre dans la fente ménagée entre la lamelle secondaire interne du bord gauche (i^g) et la lamelle secondaire externe du même bord (e^g), qui est elle-même recouverte par la lamelle secondaire externe du bord droit (e^d).

Ces lamelles, très minces sur leurs bords libres, sont un peu plus épaisses vers leur point d'attache et présentent quelques petits renflements symétriques. Chaque paire est séparée de l'autre par un intervalle qui n'est sensible que quand on opère une traction sur les parois de la cavité incubatrice (1). Quand la femelle vivante se ramasse sur elle-même, toutes les lames se recouvrent, non seulement latéralement, mais aussi d'arrière en avant, de façon à clore hermétiquement la cavité où sont incubés les embryons.

Le schéma ci-contre indiquera plus nettement qu'aucune description ce mode de fermeture de la cavité incubatrice. Il représente la coupe de cette cavité pratiquée perpendiculairement à l'axe du corps, au niveau de l'organe dorsal (*d*). La masse des embryons pondus et en incubation remplit l'espace *cc*, et en *o* se trouve la coupe du sillon ventral, au fond duquel on voit l'ouverture de la cavité incubatrice fermée par l'imbrication des lamelles.

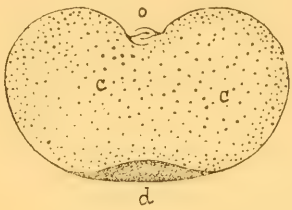


Fig. 1. — Coupe schématique au travers du corps d'une femelle de *Clypeoniscus*; *d*, organe dorsal; *c*, *c*, cavité incubatrice; *o*, ouverture de la cavité incubatrice fermée par les lamelles pleurales.

Nous trouvons donc ici un mode d'occlusion de la cavité incubatrice que nous n'avions encore constaté chez aucun autre Bopyrien. Chez les autres Épicarides, le courant d'eau parcourant la cavité branchiale de l'hôte est détourné au profit du parasite qui, par divers moyens, le fait pénétrer par une ouverture de sa cavité incubatrice et sortir par l'ouverture opposée : un courant perpétuel baigne ainsi tous les embryons. Ici la cavité incubatrice n'est en rapport avec l'extérieur que par une fente unique qui doit donc servir à l'entrée comme à la sortie du liquide. Il est probable que

(1) Un de nos exemplaires était porteur, entre ces lames, d'un Péridinien (*Ceratium*), à moitié engagé dans l'ouverture, et dont la plus longue corne était encore à l'extérieur alors que le corps et les deux cornes courbes plongeaient dans l'intérieur de la cavité incubatrice.

les contractions de la femelle (nous avons vu que les muscles étaient encore visibles, surtout dans les premiers stades) déterminent l'entrée de l'eau et son expulsion.

De plus, dans les autres groupes d'Épicarides, la cavité incubatrice était toujours formée par la paroi ventrale du corps de la femelle et les cinq paires d'oostégites, plus ou moins inégalement développées. Ici rien de semblable, et l'Épicaride parasite de l'Isopode a pris un tout autre système que l'Épicaride infestant un Amphipode, un Schizopode ou un Décapode. En effet, l'examen des stades les moins dégradés nous montre que la tête, les deux premiers segments thoraciques et les derniers segments abdominaux sont rejetés aux deux extrémités (fig. 18) ; seuls, les cinq derniers segments du thorax et les premiers du pléon prennent le développement considérable qui modifie si profondément le type normal. Il ne peut donc plus être question des oostégites, et, en raison du développement des bords pleuraux des somites thoraciques, chez les Dajiens par exemple, et chez certains Ioniens (*Gigantione*), nous pensons que, chez les *Cabiropsidæ*, ce sont ces mêmes parties qui prennent l'apparence compliquée de lamelles imbriquées.

Dans une *Idothea marina* des côtes du Danemark, nous avons trouvé une femelle (Pl. VII, fig. 17) arrivée au dernier degré possible de dégradation; ce n'était plus qu'une membrane de chitine mince, chiffonnée, entièrement vide d'embryons. A peine y voyait-on encore quelques vagues indications de segmentation ; l'organe dorsal *(d)* y apparaissait comme un espace plus opaque ; la fente de la cavité incubatrice *(o)* ne montrait plus que quelques replis *(r)*, restes des lamelles qui en fermaient si hermétiquement l'entrée dans le stade précédent. A cet état le parasite serait une énigme bien embarrassante pour le zoologiste qui ne connaîtrait pas les stades antérieurs.

Description du mâle.

Parmi les quelques exemplaires de *Clypeoniscus Hanseni* que nous avons pu examiner, deux seulement étaient accompagnés de leurs mâles que nous avons trouvés au milieu de la masse des

embryons, sans pouvoir préciser leur place exacte sur la femelle. Ces mâles étaient exactement semblables entre eux et parvenus au stade caractéristique que nous avons désigné sous le nom de *stade cryptoniscien*.

Nous avons déjà, dans la plupart de nos travaux sur les Bopyriens, insisté sur la grande importance de cette phase dans le groupe entier; c'est sous cette forme, succédant immédiatement à la première forme de l'embryon libre que nous avons déjà décrite dans tous les autres groupes et sur laquelle nous reviendrons plus loin, que l'Épicaride recherche son hôte et se fixe pour le reste de son existence. La plupart des particularités morphologiques qui la caractérisent prouvent cette manière de voir. Après avoir eu, en quittant la cavité incubatrice maternelle et l'hôte qui abritait mâle, femelle et progéniture, l'apparence d'un petit Sphérome ramassé sur lui-même et qui est loin d'être adapté spécialement à la vie pélagique, l'embryon acquiert cette forme cryptoniscienne que l'on rencontre de temps à autre, en haute mer, dans les produits de pêches au filet fin. La vivacité de ses mouvements, sa forme élancée, ses appendices graciles en font alors un Crustacé parfaitement adapté au but indispensable qu'il doit atteindre pour continuer son évolution : la recherche de son hôte définitif. Les yeux composés sont, à ce stade, très développés ; sur l'antennule sont groupés des touffes de poils sensoriels ; les peréiopodes peuvent, pendant la natation, se loger dans des replis de la cuticule ventrale, de façon à ne pas amoindrir le mouvement énergique des cinq paires de pléopodes aplaties en palettes natatoires et garnies de longues soies qui augmentent encore leur puissance de propulsion. Ainsi armé, l'Épicaride atteindra facilement son hôte et pénétrera dans ses cavités, incubatrice ou branchiale, grâce à d'autres modifications non moins ingénieusement combinées.

En effet, les articles de la base de l'antennule, les épaulettes coxales et les replis articulaires qui protègent le reploiement des péreiopodes sont profondément dentés et, à la façon des dents d'un harpon, facilitent l'entrée du parasite en même temps qu'ils s'opposent à sa sortie. La manière dont sont articulés tous les appendices de la face ventrale, les antennes, les longs péreiopodes, les pléopodes et les uropodes, vient encore aider le parasite à ce moment critique de son existence.

Les conditions dans lesquelles se fait la fixation des Épicarides sur leurs hôtes, varient étonnamment avec les divers groupes de ces parasites et avec les dispositions anatomiques si variées des diverses familles infestées, depuis les Cirrhipèdes jusqu'aux Décapodes supérieurs. On comprend donc que le stade cryptoniscien, pendant lequel s'opère la fixation, doit avoir une grande importance et présente, avec des modifications nombreuses, un ensemble de caractères bien définis. En effet, en dehors des Cryptonisciens proprement dits, cette forme a été vue et figurée par FRITZ MÜLLER chez *Phryxus resupinatus*, par HESSE chez divers Phryxiens de Bretagne, par KOSSMANN et WALZ chez *Bopyrina virbii*, par nous-mêmes chez *Cancricepon elegans*, *Athelges paguri*, *Portunion Kossmanni*, *Palægyge Borrei*, et chez toutes les espèces où le nombre d'exemplaires recueillis a été assez considérable pour permettre d'établir le cycle évolutif.

Les Épicarides inférieurs (*Microniscidæ*, *Cryptoniscidæ*) ne dépassent pas cette forme dans les deux sexes, ou du moins la femelle adulte, malgré son énorme déformation, n'est qu'une modification directe de cette forme. Dans *Cryptothir* (*Hemioniscus*) *balani*, à l'extrémité de la masse informe qui représente la cavité incubatrice gonflée d'embryons, on trouve un petit tubercule à peine visible et constitué par la tête et les quatre premiers segments thoraciques avec toutes les particularités morphologiques qui caractérisent la phase cryptoniscienne ; ce n'est qu'au niveau du somite génital femelle que se produit la déformation.

Chez les Épicarides parasites des Arthrostracés, la femelle continue son évolution régressive et rien n'y rappelle plus ce stade, tandis que le mâle persiste sous cette forme qu'il ne dépasse pas.

Dans les autres familles, *Dajidæ*, *Entoniscidæ*, *Bopyridæ*, non seulement la femelle, mais le mâle adulte prend aussi, après ce stade, une forme toute nouvelle et bien différente ; cependant, quand plusieurs mâles sont réunis à une seule femelle, un seul peut continuer son évolution, et les autres, quoique devenant mûrs au point de vue sexuel, gardent la forme cryptoniscienne : ce sont les mâles progénétiques dont nous avons parlé dans nos travaux, sur les *Entoniscidæ* particulièrement.

L'existence générale de la forme cryptoniscienne et ses variations dans les divers groupes d'Épicarides, rendent nécessaire une descrip-

tion minutieuse de chaque cas particulier. De plus, comme les formes adultes sont amenées, par la convergence des conditions éthologiques, à des ressemblances telles que le zoologiste a grand peine à trouver des caractères distinctifs des espèces, il est indispensable, pour établir définitivement la diagnose spécifique, de tenir compte des moindres différences à chacun des divers stades.

Déjà nous avons étudié en détail la forme Cryptoniscienne chez les Ioniens *(Cancricepon)*, les Bopyriens proprement dits *(Palægyge)* et les Entoniscides *(Portunion)*; à ces descriptions nous allons ajouter celle du stade cryptoniscien des *Clypeoniscus*.

La planche IX, qui représente le mâle de *Clypeoniscus Hanseni*, vu par la face ventrale, simplifiera beaucoup cette description; l'animal est représenté avec un grossissement de 240 fois.

La *tête*, vue par la face dorsale, est régulièrement semi-circulaire et ne présentait plus après un séjour prolongé dans l'alcool que des restes à peine visibles de gros yeux aux angles postérieurs. A la face ventrale on voit les deux paires d'antennes et le rostre.

L'*antennule* présente une forme très compliquée et caractéristique de ce stade. Le pédoncule est formé de trois articles distincts, très dissemblables.

Le premier a l'apparence d'une plaque chitineuse, tangente à la face ventrale du segment céphalique, et de forme assez régulièrement quadrangulaire ; les bords supérieur et interne sont à peu près rectilignes, le bord extérieur légèrement concave, tandis que l'inférieur est profondément découpé par dix échancrures qui forment onze dents aiguës, les plus grandes étant situées vers la partie médiane de l'animal. Cet article, armé de deux soies raides à son angle antéro-externe, est inséré sur la tête par un cadre chitineux beaucoup plus réduit que la surface qu'il présente extérieurement. Il peut exécuter, du moins d'après ce que nous avons observé sur le vif chez *Athelges paguri* au stade correspondant, des mouvements de latéralité assez prononcés qui agitent vivement les gros bouquets de poils sensoriels du troisième article de chaque côté de la tête de l'animal.

Les denticules du bord inférieur de cet article semblent caractériser le stade cryptoniscien des Épicarides parasites des Crustacés inférieurs (Arthrostracés, Cirrhipèdes), car chez les parasites des

Décapodes, où nous avons pu observer ce stade *(Cancricepon, Portunion, Athelges, Palægyge)*, ce premier article, beaucoup moins développé, a la forme d'une plaque, vaguement quadrangulaire, sans aucune digitation inférieure. Au contraire chez *Leponiscus pollicipedis* (parasite du *Pollicipes cornucopiæ*) et chez *Cryptothir balani* (parasite du *Balanus balanoïdes*) ce même bord est profondément découpé, comme chez *Clypeoniscus*, mais ne présente qu'un nombre plus restreint de dents (sept dans les deux cas au lieu de onze).

Le deuxième article de l'antennule, beaucoup moins aplati que le premier, porte également deux soies raides; son bord distal recouvre l'insertion de l'article suivant et présente quelques petites échancrures irrégulières.

Enfin, le troisième article, beaucoup plus réduit, ne forme qu'une sorte de mamelon où sont implantés une vingtaine de longs bâtonnets sensoriels transparents; à côté, deux petits articles très courts portent, l'un trois soies raides, l'autre deux seulement. Ces deux derniers articles représentent les deux branches de l'antennule, articulées, comme chez tous les Arthrostracés, sur le troisième article.

L'*antenne* est très allongée et atteint jusqu'au quatrième somite thoracique. Sa base d'insertion est cachée sous la partie libre et dentée du premier article de l'antennule; elle se compose de quatre articles basilaires qui vont en diminuant de longueur et de grosseur jusqu'au fouet terminal, formé de cinq articles armés chacun de soies raides.

Le *rostre*, formé par la réunion des deux lèvres, supérieure et inférieure, a la forme d'un cône aigu terminé par une ouverture où l'on voit saillir l'extrémité des mandibules. Les maxilles et les maxillipèdes sont rudimentaires.

Le *thorax* comprend sept somites, qui s'élargissent graduellement jusqu'au cinquième, pour diminuer ensuite jusqu'au septième; tous sont munis d'une paire de pattes. Les péreiopodes ne présentent pas entre eux les différences si prononcées que nous avons trouvées chez les Cryptonisciens proprement dits *(Cryptothir, Leponiscus)*, où les appendices des deux premiers segments sont nettement dissemblables des cinq autres. Chez *Clypeoniscus* on peut dire que toutes les pattes sont légèrement différentes, très

peu à la vérité quand on examine les appendices de deux somites se suivant immédiatement ; mais si l'on considère les pattes des somites extrêmes, le premier et le septième, on voit qu'elles sont très dissemblables et qu'entre la forme très ramassée et trapue des premières, et l'allongement et la gracilité des dernières, toutes les formes de transition sont réalisées par les péréiopodes intermédiaires.

Chaque appendice présente, à son insertion sur le somite, une sorte de repli tout à fait particulier, dont nous ne connaissons l'analogue chez aucune autre famille de Crustacés : il est caractéristique de cette phase cryptoniscienne des Épicarides et a été évidemment déterminé par l'éthologie de ces parasites. Ce repli est formé par une lamelle dépendant du coxopodite et limitant une sorte d'alvéole allongée dont le bord externe, découpé en trois dents, détermine, au-dessus de l'articulation, l'épaulette bien connue chez tous les Cryptonisciens. La partie interne du repli s'étend au-dessus de la patte jusque vers la ligne médiane où elle rencontre son homologue de la patte correspondante. Ces replis, séparant ainsi les pattes les unes des autres, d'abord étroits sur les premières paires, s'élargissent progressivement jusqu'au septième segment thoracique. Comme nous l'avons indiqué plus haut, cette disposition permet au parasite, quand il pénètre dans son hôte, soit par la mince fente de la branchie, soit en s'insinuant entre les lamelles incubatrices, de rabattre ses péréiopodes sur sa face ventrale, de les dissimuler presque entièrement et de faciliter ainsi sa marche en avant ; de même la direction des dents des épaulettes, les lames et la longueur des appendices sont autant d'obstacles à une rétrogradation qui pourrait chasser le parasite, emporté par les courants violents qui se produisent dans ces cavités, tant branchiales qu'incubatrices.

Les premières paires de péréiopodes sont ramassées et trapues : le basipodite seul est allongé, tous les autres articles sont courts ; le propodite est renflé pour loger les muscles du dactylopodite qui forme avec lui une griffe préhensible puissante. Les autres paires deviennent de plus en plus allongées et grêles : le propodite surtout s'allonge et ne forme plus de *main* préhensile, dans les deux dernières paires de pattes.

L'*abdomen* est formé de six segments diminuant d'importance jusqu'au dernier ou telson. Les cinq premiers portent chacun une

paire de pléopodes tous semblables. Chacun de ces appendices est formé d'un article basilaire (basipodite), à peu près quadrangulaire, et de deux rames (exopodite et endopodite) munies de quatre à cinq soies chacune. Le sixième segment porte deux uropodes dont l'endopodite, plus allongé que l'exopodite, est muni, comme ce dernier, d'une paire de soies raides.

Description de l'embryon.

De toutes les femelles des deux espèces de *Clypeoniscus* que nous avons eues à notre disposition, une seule (*C. Meinerti*) portait des embryons prêts à quitter la cavité incubatrice qui en était littéralement bourrée. Les figures 29, 30 et 31 représentent cet embryon de *C. Meinerti*, vu par la face ventrale et fortement grossi (420), vu de profil et enfin (fig. 31) dans la position la plus fréquente, ramassé sur lui-même : position qu'il garde en nageant quand il a quitté la cavité incubatrice maternelle, comme nous avons pu l'observer directement sur le vif chez d'autres Bopyriens.

Le segment céphalique a une forme semi-circulaire régulière avec une sorte de limbe qui vient recouvrir l'insertion des antennes et des pièces buccales. L'antennule (*an*^{1}, fig. 29) est très réduite: elle a l'apparence d'un petit tubercule composé de trois articles courts, surmontés de deux autres plus petits, l'exopodite et l'endopodite, armés de quelques soies raides. L'antenne (*an*^{2}), beaucoup plus considérable, est formée d'un pédoncule de quatre gros articles, terminés par un petit fouet de trois autres plus petits, dont le dernier porte deux longues soies flexibles, la plus longue dépassant le pygidium de l'embryon. Les deux lèvres réunies forment un petit rostre conique à l'extrémité duquel sortent les extrémités des mandibules.

Le thorax est formé de *sept* somites dont les *six* premiers seuls présentent des appendices. Les cinq premières paires (fig. 32) sont à peu près semblables et ne diffèrent que par l'allongement de la griffe préhensile, renflée et trapue dans les premières, plus étroite et plus allongée dans les dernières. Le basipodite est allongé, l'ischiopodite et le méropodite beaucoup plus courts; le carpopodite fait corps avec le propodite qui présente sur son bord opposé au dactylopo-

dite deux soies tout à fait particulières. Vues de profil, comme elles se présentent le plus souvent, elles semblent n'offrir rien de remarquable ; mais, quand on peut les examiner de face, on s'aperçoit qu'elles sont constituées par de petites lames aplaties, dont le bord distal est découpé en une série de dentelures égales et disposées en éventail. Ces poils pectinés se trouvent à la même place sur chacun des péreiopodes des cinq premiers somites thoraciques.

Le sixième péreiopode (fig. 33) présente, comme c'est la règle générale chez les Épicarides à ce stade, une structure différente : le carpopodite est à peine distinct du propodite qui ne présente pas de poils pectinés et qui ne forme plus avec le dactylopodite de griffe préhensile ; ce dernier article au lieu de présenter un aspect solide et recourbé, a la forme d'une longue soie effilée et flexible. Quand l'animal est dans sa position ordinaire (fig. 31), toutes les premières pattes sont contractées et ramenées vers la face ventrale, toutes parallèlement les unes aux autres, tandis que la sixième paire pend normalement à la face ventrale et semble inerte. Cette position rappelle absolument celle que nous avons signalée chez les Entonisciens du genre *Portunion* à ce stade, tandis que l'embryon du *Cancrion* et du *Grapsion* nage le corps recourbé également sur sa face ventrale, mais la sixième paire de péreiopodes faisant saillie de chaque côté.

Les cinq segments abdominaux, nettement distincts, sur la face dorsale et sur les côtés, présentent un aspect tout à fait particulier sur la face ventrale. Ils constituent une saillie arrondie très prononcée, une sorte de tablier ou de bouclier régulièrement arrondi (d'où le nom que nous avons donné à ce genre d'Épicaride) et dont le bord inférieur présente une série de poils chitineux, égaux et rigides, disposés comme une frange. Cette bosse ventrale occupe, comme le montre la fig. 29, tout l'espace compris entre les insertions des pléopodes, et la fig. 30 (l'embryon de profil) montre suffisamment combien elle est saillante.

Aucun Bopyrien ne nous avait montré encore rien de semblable. Seul, le premier embryon d'*Athelges paguri* présente, là où se trouvent chez *Clypeoniscus* les franges chitineuses, une série d'épaississements chitineux qui dessinent sur la face ventrale un certain nombre de polygones, de 4 à 6 côtés, régulièrement disposés de chaque côté de la ligne médiane du corps.

De chaque côté de cet organe énigmatique, s'insèrent, chez *Clypeoniscus*, les cinq paires de pléopodes, tous semblables. Ils sont constitués par un article basilaire (basipodite) qui est suivi d'un exopodite, articulé à son angle inférieur et externe, et armé de deux longues soies natatoires ; sur l'angle inférieur et interne, il n'y a pas d'endopodite, mais seulement deux longues soies semblables.

Le telson, vu par la face dorsale (fig. 34) est régulièrement atténué et terminé par une pointe mousse. A la face ventrale (fig. 29), il présente une légère éminence dont la base est cachée par les franges chitineuses du bouclier abdominal dont nous venons de parler, et qui se termine par un petit tube court et tronqué dépassant le bord dorsal du telson. Ce tube est homologue de celui que nous avons décrit chez l'embryon des Ioniens, chez *Cancricepon elegans* où il présente un développement beacoup plus considérable. Il semble bien que l'intestin vienne y déboucher.

De chaque côté de ce tube s'insèrent des uropodes très développés et portant, sur un article basilaire épais, deux articles terminés chacun pour deux longues soies raides.

Le genre *Gnomoniscus*.

Nous avons rappelé plus haut que Kossmann avait découvert un Épicaride parasite d'un autre Épicaride ; nous pouvons aujourd'hui donner un second exemple de ce cas, si curieux, d'un animal vivant aux dépens d'un autre animal du même ordre que lui, alors que ce dernier est lui-même parasite.

En examinant quelques *Haploops tubicola* Lilj. recueillis par l'un de nous dans la baie de Concarneau (mai 1882) et conservés dans les collections du laboratoire de Wimereux, nous vîmes un d'entre eux, une femelle, portant entre ses lames incubatrices un petit corps ovoïde que sa forme, nettement délimitée et ne s'étendant que du troisième au cinquième segment thoracique, ne permettait pas de confondre avec une ponte de l'Amphipode qui aurait rempli intégralement toute la cavité. Au premier examen nous reconnûmes un Bopyrien du genre *Podascon* que nous décrirons plus loin. Mais en détachant l'Épicaride, immédiatement en dessous, entre lui et la face ventrale de l'Amphipode, nous trouvions une autre masse, plus

ou moins sphérique, plus petite, qui se détacha du *Podascon* à la première secousse. Nous avons figuré Pl. XI, fig. 35, l'*Haploops* avec toutes les pattes thoraciques droites enlevées et aussi les plaques coxales (épimères), les branchies et les oostégites des troisième et quatrième segments thoraciques, de façon à montrer la position occupée par le *Podascon* (*A*), par l'autre corps (*B*), et leurs rapports avec l'Amphipode.

Notre première idée fut qu'il s'agissait d'un second exemplaire de la même espèce d'Épicaride, quoique le fait eût été bien anormal, car, chez les Bopyriens, il est de règle qu'une seule femelle puisse évoluer complètement dans une même cavité de son hôte : seules les femelles de *Portunion Kossmanni* sont grégaires. Mais la forme de ce second parasite était absolument différente : au lieu d'un ovoïde allongé, on voyait une petite masse cordiforme (fig. 36), qui faisait penser au croquis de KOSSMANN d'après le *Cabirops* trouvé dans les mêmes conditions sur un *Bopyrus*.

C'était en effet un parasite du *Podascon*, auquel il était attaché dans la position habituelle des Bopyres par rapport à leurs hôtes, la tête tournée vers la partie postérieure de ce dernier. Nous le désignerons sous le nom de *Gnomoniscus podasconis*.

L'exemplaire mesure dans sa plus grande longueur $1^{mm},2$. Au lieu de présenter, comme les *Clypeoniscus*, une ouverture de la cavité incubatrice sur la ligne médiane de la face ventrale, on voit un sillon assez profond terminé, vers le centre, par une petite saillie qui représente la partie céphalique de l'animal *(a)*. Au milieu du sillon se trouve une éminence hémisphérique *(d)*, contenant une masse qui semble absolument isolée : la surface en est formée de petites cellules granuleuses à contours peu nets et recouvre un amas central de grosses cellules avec quelques cristaux : c'est tout ce qui reste de la masse viscérale. Tout le reste du corps est occupé par la cavité incubatrice remplie d'embryons. Cette cavité communique avec le dehors par une fente située immédiatement sous la tête.

Cette partie du corps, vue par l'extérieur, est représentée fig. 37. La partie céphalique n'est plus indiquée que par de petits amas chitineux (an^1) symétriquement disposés de part et d'autre d'un autre plus considérable et manifestement composé par l'union de deux masses également chitineuses (an^2). Ces rudiments représentent

probablement les antennules et les antennes. Au-dessous fait saillie une éminence impaire et centrale (*r*) ; c'est sans doute le rostre, point d'attache du parasite sur son hôte, quoique nous n'ayons pu mettre en évidence l'ouverture probable.

De chaque côté du rostre se trouvent des cavités qui conduisent à l'ouverture propre (*o*) de la cavité incubatrice. Cet orifice à peu près triangulaire, est presque fermé par des prolongements (*p*) alternes qui rappellent plutôt les lamelles des *Clypeoniscus* que des appendices déformés.

En retournant l'animal et en le considérant par sa face interne (fig. 38), (l'observateur étant supposé placé dans la cavité incubatrice), on aperçoit immédiatement sous le rostre deux grandes lamelles (*l*) obstruant la partie supérieure de l'ouverture et flottant à l'intérieur de la cavité. Cette disposition rappelle celle des deux premières lames incubatrices des Entonisciens. On voit que, par ce dispositif, la cavité incubatrice peut parfaitement être baignée par l'eau ambiante, sans que les embryons puissent s'en échapper.

Nous n'avons pu découvrir le mâle.

Les embryons qui remplissaient la cavité incubatrice de la femelle n'étaient pas encore arrivés à maturité, cependant ils étaient déjà parfaitement reconnaissables comme embryons de Bopyriens (fig. 39). Très semblables aux embryons de *Clypeoniscus*, ils en différaient surtout par un tube anal (*t*) très net et plus développé. L'état peu avancé de l'embryon ne nous a pas permis de constater la présence du bouclier ventral si caractéristique des *Clypeoniscus*.

Le genre *Cabirops*.

Voici tout ce que dit Kossmann (**72**, p. 333) sur ce genre :

« Bien que j'aie rencontré ce parasite sur un *Bopyrus* des îles Philippines, j'avais espéré d'abord qu'il s'agissait d'un *Lernæodiscus*. J'eus bientôt la preuve que cet espoir était trompeur. L'animal ne rappelle *Lernæodiscus* que par ses expansions sacciformes remplies d'embryons (mais ici d'embryons isopodes), Pl. XVIII, fig. 13 [voir ci-contre, fig. II *a*, reproduction des figures de Koss-

MANN]. Toutefois, dans le cas présent, ces expansions sont dues à des renflements des segments du corps qui persistent et sont articulés les uns sur les autres par des faisceaux musculaires, fig. 14, (fig. II, *b*). La bouche est située sur la moitié ventrale du premier segment qui est suivi de 8 à 9 autres métamères. Chaque segment est divisé par des bourrelets chitineux en une moitié ventrale et une moitié dorsale; seuls, les deux ou trois derniers segments ventraux paraissent soudés entre eux. Aux points de croisement entre les bourrelets chitineux longitudinaux et les lignes de séparation de deux anneaux consécutifs, on voit les rudiments des pieds en forme de rames pourvues d'une puissante musculature. Il n'y a pas d'organes des sens. Les organes internes, qui ne paraissent pas avoir éprouvé une réduction considérable, sont tous situés d'un seul côté (dans ce cas, le côté gauche), tandis que de l'autre côté, une grande cavité occupant la plus grande partie du corps est remplie par les embryons. Le manque de matériel m'a empêché de faire une étude plus complète des organes internes. »

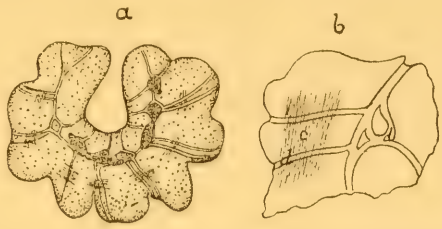


Fig. II.— *Cabirops lernæodiscoides*, d'après KOSSMANN.
a, ensemble de l'animal.
b, un morceau de la paroi du corps, limite entre deux segments; *c*, musculature; *d*, bande chitineuse.

On voit de suite, à la lecture de ces quelques détails, combien sont grandes les différences qui séparent les genres *Cabirops* et *Gnomoniscus*. Dans le premier, le corps est comprimé dans le sens parallèle au plan sagittal (antéro-postérieur) et, par conséquent, perpendiculairement au plan de *Lernæodiscus* et aussi au plan de *Gnomoniscus*. Tandis que le *Gnomoniscus* est parfaitement symétrique, celui de *Cabirops* est asymétrique et probablement l'asymétrie dépend de celle du Bopyre sur lequel *Cabirops* est fixé. Enfin les rudiments de pattes, si mal représentés dans le croquis de KOSSMANN, rappellent ceux des *Podasconidæ*.

Dans ses intéressantes notes sur les Crustacés de Norwège, G.-O. Sars (**82**, p. 74) décrit en quelques lignes les parasites qu'il rencontra sur deux genres de Munnopsides et qu'il rapporte avec doute au genre *Cryptothiria* Dana. Il est de toute évidence en effet que, d'après ce que nous connaissons sur les Épicarides, un même genre ne peut infester des types aussi différents que *Balanus*, *Cypridina* et *Eurycope*. Le nom générique de Dana doit être réservé aux parasites des Cirrhipèdes sessiles, de *Balanus* et des genres voisins, tandis que les Épicarides des Ostracodes et ceux des Isopodes doivent être désignés par des termes nouveaux. Kossmann a donné pour les premiers le nom de *Cyproniscus* et nous proposons pour les autres celui de *Munnoniscus*.

Voici la description de ce dernier genre, d'après le savant Norwégien :

« *Femina adulta corpore inarticulato, saccum simplicem pellucidum late bilobatum, antice paulo angustiorem, ovis omnino impletum formante, area orali ovata, leviter incrassata, medio paulo depressa, nullis verò appendicibus vel partibus affixionis instructa. Longit.* 2,4^{mm}. *Mas ignotus. Embryones structura solita Isopodum.*

» *Hab. ad oras Norvegiæ meridionales in marsupio* Eurycopis cornutæ *et* Ilyarachnæ longicornis *affixa.* »

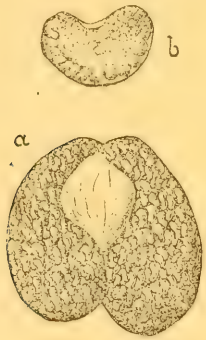


Fig. III. — *Cryptothiria marsupialis*, d'après G. O. Sars.
a, femelle adulte, vue par la face ventrale ;
b, embryon extrait de la cavité incubatrice de la femelle, vu par le côté droit, fortement grossi.

Sars déclare qu'il avait considéré ces parasites comme des Rhizocéphales jusqu'au jour où il rencontra un exemplaire rempli d'embryons assez développés pour permettre d'affirmer leur parenté avec les Isopodes Épicarides. Il est très probable que les parasites trouvés par Sars, dans deux hôtes différents, appartiennent à deux espèces distinctes.

Il est probable également qu'il faut établir un genre nouveau *(Serolonisceus)* pour le parasite vaguement signalé par BEDDARD, chez *Serolis cornuta*.

*
* *

Dans nos *Contributions à l'étude des Bopyriens* (87, pp. 220-221) nous avons résumé les connaissances acquises sur la classification et la phylogénie des principaux groupes d'Epicarides.

Nous avons cru nécessaire, dès cette époque et malgré l'insuffisance des documents scientifiques, d'établir une famille spéciale pour les formes parasites des Isopodes. Un seul genre était connu et décrit d'une façon très incomplète, le genre *Cabirops* KOSSMANN. La famille nouvelle fut donc désignée par nous sous le nom de *Cabiropsidæ* et, d'après le peu qu'on en savait alors, nous avons rapproché ces animaux des parasites des Cirrhipèdes réunis sous le nom de Cryptonisciens.

Les résultats des recherches exposées dans le présent mémoire ont pleinement justifié nos prévisions. Mais la découverte des formes si curieuses que nous avons décrites sous le nom de *Clypeoniscus* et de *Gnomoniscus* nous permet aujourd'hui de préciser la position des *Cabiropsidæ* et de séparer nettement cette famille d'une autre famille nouvelle, les *Podasconidæ*, renfermant les Épicarides parasites des Amphipodes.

Quelles que soient les affinités des deux grandes divisions des Arthrostracés, nous verrons en effet que leurs parasites présentent des différences très importantes, tout en se rattachant les uns et les autres au phylum des Cryptonisciens.

La parenté des *Cabiropsidæ* avec les *Cryptoniscidæ* se manifeste surtout par la réduction du tube digestif, et la structure de la cavité incubatrice. A ces traits morphologiques communs, on peut adjoindre le caractère éthologique de l'absence du mâle, ou plus exactement d'un mâle dégradé en permanence, tel que celui des Bopyriens proprement dits. Il est probable que chez les *Cabiropsidæ*, comme d'ailleurs chez les *Podasconidæ*, le mâle ne dépasse pas la deuxième forme larvaire, celle que nous avons désignée sous le nom de « larve cryptoniscienne », et que l'accouplement a lieu entre un mâle de cette forme et une femelle dégradée. Mais il resterait encore à découvrir

si ces mâles Cryptonisciens périssent après l'accouplement, ou s'ils peuvent dans certains cas continuer leur évolution en se transformant en femelles dégradées, après avoir passé par un stade intermédiaire d'hermaphrodisme morphologique, comme cela a lieu chez *Cryptothir* et chez certains Entonisciens.

Les *Cryptoniscidæ* proprement dits, parasites des Cirripèdes (en y comprenant les Rhizocéphales), appartiennent à deux types bien distincts. Chez les uns (*C. forantes*), la femelle adulte pénètre plus ou moins profondément dans les tissus de l'hôte et présente une singulière modification de la tête transformée en appareil de fixation: tels sont les *Liriopsis* Max Schultze [1859] (*Liriope* Rathke, 1843) perforant, du côté interne, le manteau des *Peltogaster*; les *Cryptoniscus* Fritz Müller à col court atteignant par l'extérieur les racines des *Peltogaster*; les *Danalia* Giard [1887] (*Zeuxo* Kossmann *p. parte* 1884) parasites des *Sacculina*, etc.

Chez les autres *(C. liberæ)*, la femelle adulte est complètement libre et la partie céphalique garde plus ou moins longtemps ses appendices normaux : tels sont les *Eumetor* Kossmann [1872] qui vivent librement dans la cavité palléale des *Peltogaster*, les *Cryptothir* Dana [1852] parasites des *Creusia* et des *Balanus*, etc.

Les données encore très insuffisantes que nous possédons sur ces deux groupes nous permettent de penser que la cavité incubatrice présente dans les deux types une constitution différente.

Elle paraît, chez les *Forantes*, prendre naissance par un processus qui rappelle celui que nous avons décrit chez les *Dajidæ*. Chez les *Liberæ*, au contraire, ce sont les épimères des segments thoraciques et abdominaux qui, se rejoignant et engrenant sur la ligne médiane ventrale, donnent naissance à une cavité qui ne laisse subsister aucune partie pléale libre.

C'est à cette deuxième section que se rattachent plus directement les *Cabiropsidæ*. Nous avons vu en effet que, chez ces parasites, la femelle jeune possède encore des rudiments très nets des appendices antérieurs. On n'observe pas chez ces animaux la céphalisation excessive des *Dajidæ*, et surtout des *Aspidophryxus*, céphalisation qui paraît atteindre son degré le plus élevé chez les Cryptonisciens de la section des Perforants.

Le caractère différentiel le plus net des *Cabiropsidæ* nous est fourni par la première forme larvaire. Ce premier embryon, dont

l'organisation présente chez les divers Épicarides, une si désespérante uniformité, nous offre chez les *Clypeoniscus* une particularité très intéressante : l'existence du bouclier ventral dont nous avons tiré le nom même du genre. Si cette particularité s'observe également chez les autres parasites des Isopodes, elle fournira un élément très utile de détermination pour reconnaître à l'état jeune les représentants de ce groupe d'Épicarides.

Il serait absolument prématuré de tenter d'établir dès à présent des subdivisions dans la famille des *Cabiropsidæ*. Cependant il paraît bien probable que les divers genres constituant cette famille devront se ranger dans deux ensembles :

Les uns, tels que *Clypeoniscus* et les genres qu'il convient de créer pour les parasites d'*Eurycope, Ilyarachne* et *Serolis*, renferment des parasites directs des Isopodes.

Les autres, tels que *Cabirops* et *Gnomoniscus*, sont des parasites au deuxième degré. L'ordre des Arthrostracés est, croyons nous, avec celui des Insectes Hyménoptères, le seul groupe où l'on rencontre ce fait curieux de deux parasites superposés, appartenant au même phylum que leur hôte.

Au point de vue de la forme générale, ces deux ensembles diffèrent considérablement : les parasites directs sont plus ou moins allongés, cylindriques : l'ouverture de la cavité incubatrice s'étend comme une ligne longitudinale tout le long de la face ventrale. Les parasites au second degré ont un forme rappelant celle d'une *Sacculina* ou mieux d'un *Lernæodiscus*, et la cavité incubatrice s'ouvre par une fente à bords sinueux qui occupe seulement la portion antérieure de la face ventrale de l'Épicaride.

En résumé, nous pouvons caractériser la famille de la façon suivante :

CABIROPSIDÆ, G. et B.

Femelle adulte réduite à un sac incubateur formé non par les oostégites, mais par toute la paroi du corps ramenée sur elle-même de façon à ne laisser la cavité interne communiquer avec l'extérieur que par une mince fente ventrale, plus ou moins allongée, fermée par des lamelles imbriquées constituées par les pleura des somites

thoraciques et abdominaux ; la masse viscérale n'est plus représentée que par l'*organe dorsal* (sauf peut-être chez *Cabirops*) ; pas d'organe anal ; dans la femelle jeune les organes céphaliques (antennes et rostre) existent encore ainsi que les deux premières paires de péréiopodes.

Mâle ne dépassant pas le deuxième stade (cryptoniscien) et se rattachant aux *Cryptoniscidæ* par la structure des antennes, des épaulettes coxales et des pléopodes.

Embryon à forme typique avec un bouclier pléal et un tube anal.

Hab. Sur les Isopodes libres et parasites.

I. *CLYPEONISCUS*, G. et B.

1. **Clypeoniscus Meinerti** G. et B.

Parasite d'*Edotia nodulosa* Kröyer.

Hab. : Groënland (Godhavn), où il fut recueilli par Holboll, par 8 à 10 brasses de profondeur; la Nouvelle-Zemble (Jugor Schar), recueilli par Th. Holm, lors de l'expédition de la *Dijmphna*, par 6 brasses.

2. **Clypeoniscus Hanseni** G. et B.

Parasite d'*Idothea marina* Linné.

Hab. : Les côtes du Danemarck et la Manche.

Ces deux espèces sont très voisines ; cependant la forme de la première est beaucoup plus régulièrement ovalaire que celle de l'autre ; les bosses antérieures et postérieures y sont moins accentuées; l'organe dorsal est régulièrement circulaire chez *C. Meinerti*, tandis qu'il est en losange chez *C. Hanseni* ; enfin, cette dernière espèce présente sur la face externe de sa carapace une ornementation spéciale (Pl. VIII, fig. 25) que l'on ne trouve pas chez *C. Meinerti*.

II. *MUNNONISCUS*, n. g.

3. **Munnoniscus marsupialis** G. O. Sars.

Cryptothiria (?) marsupialis G. O. Sars, Oversigt af Norges Crustaceer, Christ. Vidensk.-selsk. Forhandl. 1882, n° 18, p. 74, Tab. II, fig. 22-23, *(pro parte)*.

Parasite d'*Eurycope cornuta* G.-O. Sars.

Hab. : Côtes de la Norwège méridionale.

4. **Munnoniscus Sarsi** (nov. sp.)

Cryptothiria (?) *marsupialis* G.-O. Sars. Ov. af. Norg. Crust. Christ. Vid.-Sel. Forh. 1882, nº 18, p. 74 *(pro parte)*.

Parasite d'*Ilyarachna longicornis* G.-O. Sars.
Hab. : Côtes de la Norwège méridionale.

III. *SEROLONISCUS* n. g.

5. **Seronoliscus incertus** (n. sp.)

Hemioniscus sp. Beddard. Rep. on the Isopoda, add. note ; Rep. scientif. results of Challenger, vol. XVII, pag. 175, 1886.

Parasite de *Serolis cornuta* Studer.
Hab. : Ile de Kerguelen.

IV. *CABIROPS* Kossmann.

6. **Cabirops lernæodiscoides** Kossmann.

Cabira lernæodiscoides Kossmann, Beiträge zur Anatomie der schmarotzenden Rankenfüssler ; Verhandl. d. phys. med. gesellsch. i. Wurzburg, N. folge. B. III, p. 333, Taf. XVIII, fig. 13 et 14, 1872.

Cabirops lernæodiscoides Kossmann. Neueres über Cryptonisciden ; Sitz. d. K. Preus, Akad. d. Wiss. z. Berlin, XXII, 1884.

Parasite d'un *Bopyrus* indéterminé.
Hab. : Iles Philippines.

V. *GNOMONISCUS* G. et B.

7. **Gnomoniscus podasconis** G. et B.

Parasite de *Podascon haploopis* G. et B., parasite lui-même de *Haploops tubicola* Lilljeborg.
Hab. : Concarneau (Bretagne).

LES PODASCONIDÆ,

ÉPICARIDES PARASITES DES AMPHIPODES.

Le genre *Podascon.*

Les deux exemplaires de la première espèce de *Podascon, P. Della Vallei*, que nous eûmes à notre disposition, n'étaient heureusement pas au même stade d'évolution : c'étaient deux femelles dont l'une, la plus volumineuse, était arrivée, pensons-nous au dernier degré de déformation ou plutôt d'adaptation au rôle unique des femelles adultes d'Épicarides. Les pontes successives d'un nombre d'œufs considérable arrivent en effet rapidement à supprimer les derniers vestiges des caractères morphologiques du groupe et l'animal n'est plus qu'une mince enveloppe chitineuse renfermant les embryons ; à peine reste-t-il quelques rudiments difficilement reconnaissables des segments et nombreux appendices si remarquablement développés dans lespremiers stades larvaires, quand tout dans l'animal, libre alors et pélagique, était uniquement adapté à la recherche chanceuse de l'hôte. La deuxième femelle, plus petite, n'avait encore effectué que sa première ou l'une de ses premières pontes, et présentait une forme beaucoup plus régulière, permettant de retrouver assez facilement, chez l'adulte, la morphologie des stades antérieurs. Aussi commencerons-nous notre description par cette dernière forme.

Description de la femelle.

C'est un petit sac régulièrement ovoïde, à peu près deux fois aussi long que large et dont le grand axe mesurait $1^{mm},7$. Les figures 4 et 5 de la planche v la représentent vue par la face ventrale et de profil. Le premier aspect est celui d'une coque chitineuse transparente absolument bourrée de petits œufs, jaunes dans l'alcool, et, ici, aux premiers stades de la segmentation. Un examen plus attentif de l'animal, surtout placé sur le côté (fig. 5), laisse apercevoir une segmentation très nette d'un côté et de

l'autre une bosse assez volumineuse sur les deux tiers antérieurs de la longueur de l'animal : cette bosse, comme nous le verrons plus loin, représente la cavité incubatrice primitive.

En séparant délicatement les deux valves qui la ferment sur la ligne médiane du côté que nous appelons dès maintenant ventral, il est possible, en agitant l'animal, de le débarrasser complètement des embryons qu'il renferme : cette première opération, assez difficile, si l'on ne veut pas endommager la femelle, est absolument nécessaire pour que l'on puisse se rendre compte de ce que l'on a sous le microscope : cela ressemble alors assez bien à une coque transparente de chrysalide avec des traces de segmentation encore très nettes.

Pour bien comprendre la morphologie de cet être si dégradé, le lecteur devra se reporter à notre travail sur les Épicarides du groupe des *Dajidæ :* nous avons affaire ici à une déformation sinon semblable, du moins du même genre et en quelque sorte exagérée.

Nous avons montré en effet (1) que le corps du *Dajus* au lieu d'être aplati comme celui des Bopyriens branchiaux, ou allongé et vermiforme comme celui des Entonisciens, subit une modification analogue à celle présentée par les Bopyriens abdominaux du groupe des Phryxiens, mais encore plus accentuée : le parasite se courbe ventralement sur lui-même de façon à rapprocher son extrémité céphalique de sa partie pléale, et ces deux extrémités, en se rapprochant l'une de l'autre, déterminent une vaste poche dont le fond est constitué par la face ventrale de l'animal lui-même, et les côtés par les bords pleuraux des segments thoraciques, qui, en se rapprochant de la ligne médiane, forment les parois latérales de la poche incubatrice. Celle-ci est fermée, antérieurement, par les oostégites, surtout ceux de la cinquième paire, anormalement développés.

La déformation qui atteint la femelle de *Podascon* est absolument analogue, sauf que, chez cette dernière, le *corps* du Bopyrien, encore appréciable chez *Dajus*, devient ici, en quelque sorte, virtuel : la face dorsale de l'adulte, devenu une simple coque ovigère, et constituée par le thorax entier, devient si mince qu'elle ne semble guère plus épaisse que la face ventrale constituée par la réunion des lamelles

(1) Sur les Épicarides de la famille des *Dajidæ*, *Bull. Scientif.*, 1889, t. XX, p. 256, fig. 1 dans le texte.

incubatrices. Aussi, la masse viscérale se trouve-t-elle réduite à presque rien: nous verrons en effet qu'il n'existe plus que quelques vagues organes énigmatiques aux extrémités antérieure et postérieure.

Et cependant cette coque informe possède encore, à l'état tout à fait rudimentaire il est vrai, toutes les parties caractéristiques d'un Isopode.

Examinons l'animal par la face ventrale (fig. 4): à l'endroit où, vers l'extrémité antérieure, se séparent les deux valves qui, en s'écartant, ont permis de vider la cavité incubatrice, nous trouvons, comme chez *Dajus*, la tête ramenée par la courbure ventrale de l'animal, ici plus accentuée encore que dans les *Dajidæ*, sur la face ventrale ; par suite, l'animal, bien que considéré par sa face ventrale, présente la face dorsale de son segment céphalique (*c*). Nous avons figuré, Pl. VI, fig. 8 et 9, cette partie antérieure de l'animal vue par la face dorsale et la face ventrale.

La tête se présente, dorsalement, sous forme d'un segment à peu près régulièrement quadrilatère, avec, antérieurement, deux bosses arrondies, (probablement les rudiments des antennes), que nous avons vues encore plus profondément modifiées, chez les *Portunion* par exemple ; çà et là quelques taches pigmentaires de forme irrégulière. A la face inférieure (fig. 9), la tête ne présente plus qu'un petit centre conique que son extrême petitesse nous a empêché de disséquer et recouvert par une paire de lamelles (*mxp*) qui pendent librement dans la cavité incubatrice, précisément à son orifice antérieur: ces lamelles, mues par des muscles, encore parfaitement visibles à la base de la tête, représentent, pensons-nous, les maxillipèdes. Il suffit, pour justifier cette opinion, de renvoyer à la fig. 6 de notre travail sur les Ioniens (1), où nous avons reproduit, d'après les auteurs et d'après nos observations personnelles, les différentes formes affectées par cet appendice dans les groupes les plus divers des Épicarides. Ici, comme dans tout le groupe, le maxillipède est transformé pour un rôle spécial, qui est, non seulement d'empêcher la sortie des embryons contenus dans la cavité incubatrice, mais surtout de permettre l'entrée, dans cette cavité, du courant d'eau fraîche déterminé par le mouvement continuel des trois premières paires de pléopodes de l'hôte Amphipode.

(1) Contributions à l'Étude des Bopyriens, Trav. du Lab. de Wimereux, t. V, 1887, p. 30.

De part et d'autre de la tête, sur la face dorsale, on remarque une paire de renflements, remplis de fibres musculaires, et qui correspondent, quand on considère l'animal par la face ventrale, à une nouvelle paire de languettes ou lamelles qui, tout en flottant librement dans la cavité incubatrice, ne peuvent cependant pas être isolées totalement des deux grandes lames fermant cette cavité sur la face ventrale de l'animal. Ces deux dernières lames, que l'on peut assez facilement écarter, forment deux battants de porte dont les bords libres, se recouvrant l'un l'autre sur la ligne médiane, ferment hermétiquement la cavité incubatrice, en ne laissant que deux étroits pertuis l'un antérieur, l'autre postérieur (fig. 4).

Dans tous les types si divers d'Épicarides que nous avons étudiés jusqu'à ce jour, nous avons vu que la cavité incubatrice était fermée antérieurement par les cinq paires d'oostégites, nées à la base des cinq premières paires de péréiopodes: ces appendices, toujours libres et à peu près égaux dans les Bopyriens les moins dégradés (Bopyriens proprement dits, Ioniens, Phryxiens), sont encore indépendants les uns des autres chez les *Dajidæ*, quoique la cinquième et dernière paire prenne un développement extraordinaire, qui rend les quatre premières presque inutiles. Chez les Entonisciens la modification est plus profonde : la première paire seule reste libre et presque interne, tandis que les quatre autres se soudent latéralement l'une à l'autre de façon à former deux grandes valves, l'une droite, l'autre gauche, qui, par leur développement énorme, forment cette cavité incubatrice si curieuse des Épicarides *viscéraux* (1).

(1) Chez les *Entonisciens*, la première paire d'oostégites reste libre, car elle a un rôle bien plus important à jouer que les quatre autres paires qui ne font que maintenir les œufs : son allongement en double banderolle, d'un bout à l'autre de l'énorme cavité incubatrice du parasite, lui permet de remuer la masse entière des embryons de façon à ce que le courant d'eau fraîche les baigne également tous. Nous avons constaté *sur le vivant* ce mouvement si énergique de la première lamelle. Ce luxe de précautions pour assurer la distribution d'eau oxygénée dans tous les culs de sac de la cavité, s'explique facilement si l'on songe à la situation extraordinaire du parasite au milieu des viscères de son hôte et combien il était difficile de déterminer un courant suffisant pour assurer la respiration d'une si prodigieuse quantité d'embryons, alors que ce courant n'a, pour entrer et sortir de la cavité où est logé l'Épicaride, qu'une *seule et unique* ouverture, extrêmement réduite et située au fond de la cavité branchiale d'un Crabe. Dans le cas de *Podascon*, le parasite ayant précisément pris la place de la progéniture de son hôte, n'a qu'à utiliser le courant déterminé par le mouvement continuel des trois premières paires de pléopodes de l'Amphipode, mouvement que ce dernier produit pour sa propre respiration et celle de ses embryons, quand ceux-ci ne sont pas remplacés par le parasite.

Dans le cas présent, nous avons à peu près la même modification des oostégites : tous ceux d'un même côté sont soudés entre eux de façon à ne former qu'une seule et même lamelle ; la première paire seule reste quelque peu indépendante et forme précisément la petite languette libre que nous venons de signaler, et qui, doublant les maxillepèdes, sert aussi à fermer l'ouverture antérieure de la cavité incubatrice tout en laissant le passage libre au courant d'eau qui baigne les embryons.

Ce qui prouve l'exactitude de notre interprétation, c'est que, le long de la ligne d'insertion de cette unique paire de lamelles, aux points où se terminent les *terga* des cinq premiers somites thoraciques, (encore parfaitement visibles sur la femelle jeune), nous trouvons cinq paires de petits appendices rudimentaires représentant les cinq premières paires de péréiopodes. Ce sont (fig. 6 et 7), de petits tubercules sans trace d'articulation, qui vont en diminuant d'importance des premiers au dernier, à peine visible. Chez le *P. Chevreuxi,* deuxième espèce dont nous parlerons plus loin, le cinquième n'est même plus perceptible, tandis qu'il est encore assez net chez *P. Della Vallei.* Il n'y a plus trace de muscles pour ces organes à aspect nettement atrophié. Chez les Entonisciens également nous avons retrouvé les péreiopodes aussi rudimentaires (1).

L'ouverture postérieure de la cavité incubatrice, vue par la face extérieure (fig. 10), se présente sous la forme d'un petit pertuis, ménagé d'une part entre les bords postérieurs des lamelles incubatrices imbriquées, et d'autre part entre les bords libres des deux derniers (sixième et septième) somites thoraciques, rapprochés sur l'axe ventral jusqu'à se souder l'un à l'autre. On distingue encore nettement de part et d'autre d'abord deux épaississements chitineux (fig. 10, *VI*), bords des somites et peut-être rudiments des sixièmes péreiopodes, et entre ces derniers, un épaississement unique, mais manifestement composé de deux parties similaires accolées et correspondant également aux *pleura* du septième et dernier somite thoracique (fig. 10, *VII*).

Si nous observons cette ouverture par la face interne, en nous supposant placé dans la cavité incubatrice du *Podascon* (fig. 11), nous voyons qu'elle offre une certaine complication : les oostégites

(1) Loc. cit., fig. 20, p. 123.

présentent un bord libre, qui va s'épaississant vers la partie postérieure et présente même un aspect glandulaire ; puis, au moment où ils cessent de se superposer l'un à l'autre, au point précis où leur écartement forme l'ouverture postérieure de la cavité incubatrice, ils constituent une paire de mamelons, visibles seulement à la face interne : ces mamelons sont garnis d'écailles imbriquées qui deviennent, sur le bord même de l'ouverture, de véritables épines chitineuses dirigées d'arrière en avant. Cette disposition permet bien le passage du courant d'eau tout en empêchant l'introduction de matières étrangères à l'intérieur de la cavité incubatrice ou la sortie des embryons qui y sont contenus.

Les sept somites thoraciques sont nettement visibles à ce moment de l'évolution de la femelle : on voit distinctement, surtout quand l'animal est de profil (fig. 5), les épaississements chitineux formant les *terga* des somites séparés par les espaces parallèles de chitine mince, qui, dans les types d'Isopodes normaux, permettent les mouvements et le jeu de ces segments les uns avec les autres. Ici, chez la femelle jeune de *Podascon*, l'animal est comme gonflé par la masse des œufs pondus et les somites présentent un écartement anormal qui distend la membrane d'articulation des tergites. Quand la masse des embryons augmentera encore, aux pontes suivantes, le tégument externe de l'animal sera soumis à une tension telle que la différence entre les *terga* et les membranes qui les réunissent disparaîtra, et c'est à peine si l'on pourra compter les somites. Avant d'en arriver à cet état que nous allons décrire plus loin, quand l'apparence *Isopode* est encore quelque peu gardée, on voit des traces d'organisation interne, surtout les faisceaux de muscles striés longitudinaux, disposés de part et d'autre de la ligne médiane dorsale.

Le pléon (fig. 3) forme un renflement conique et émoussé et il est assez difficile de délimiter les somites qui le composent. Cependant, quand on examine l'animal par la face postérieure, on remarque des cercles concentriques, assez peu distincts à la vérité, ayant pour centre l'extrémité postérieure du corps.

Les somites sont surtout rendus visibles par la présence de cinq paires de petits tubercules latéraux que leur nombre, comme leur position, indique clairement être les rudiments des cinq paires de pléopodes (fig. 3, *pl.*).

Enfin, entre les deux derniers tubercules, au sommet du cône émoussé que forme le pléon, se trouve une petite éminence, formée de deux parties distinctes : c'est le telson, où débouche l'anus.

Ici encore, nous voyons que le pléon a subi une dégradation semblable à celle que nous avons déjà constatée chez les *Dajidæ*, mais infiniment plus accentuée.

L'autre exemplaire était, comme nous l'avons dit plus haut, une femelle d'un âge beaucoup plus avancé comme l'indiquaient et la taille plus considérable $1^{mm},9$ (1), et sa déformation encore plus accentuée. Les figures 1 et 2 de la planche V montrent cet individu vu par le côté droit et le côté gauche.

La grande différence entre les deux stades se montre surtout dans le développement considérable qu'a pris, dans le dernier, la région thoracique portant les oostégites. La cavité incubatrice s'est encore agrandie aux dépens de la partie céphalique et de la partie caudale. Tandis que, dans la femelle jeune (fig. 4 et 5), les différentes régions du corps sont nettement distinctes et que l'on peut facilement compter les somites, dans la forme plus âgée les cinq premiers somites thoraciques sont seuls visibles dorsalement, avec les péreiopodes qui en dépendent. Les deux valves, formées par la réunion des cinq paires de lamelles incubatrices, au lieu de se limiter aux deux tiers antérieurs du corps, s'étendent sur toute la longueur de la face ventrale.

La tête, moins distincte encore que dans le stade antérieur, porte cependant les maxillipèdes développés, entourés par les lamelles incubatrices de la première paire. Le pléon n'est plus renflé et conique : ce n'est plus qu'une surface à peine convexe où les somites ne sont plus indiqués que par quelques renflements chiniteux concentriques. Cependant on y distingue encore les cinq paires de pléopodes (fig. 1).

(1) Chez les Épicarides la taille n'est pas toujours en raison directe de l'âge ; elle est surtout en rapport avec l'espace dans lequel le parasite peut se développer et par conséquent avec la taille de l'hôte. Il n'est pas rare de trouver chez des Crustacés de grande taille, des Bopyriens, à peine déformés et encore immatures, de taille beaucoup plus considérable que d'autres adultes remplis d'embryons, mais pris sur des hôtes jeunes et alors de petite taille.

L'anatomie interne d'un type aussi dégradé est forcément très rudimentaire ; d'ailleurs, la rareté des exemplaires et leur état de conservation ne nous a pas permis de pousser très loin nos investigations.

Quand le parasite est débarrassé de ses embryons, on voit, par transparence, d'une façon constante, dans la mince carapace, deux taches opaques, situées la première à la partie antérieure, au niveau du deuxième somite et débordant légèrement sur le premier et sur le troisième, et, à la partie postérieure, une autre vers les premiers anneaux du pléon. La première, qui forme une tache à contours peu nets dans la femelle adulte (fig. 2), présente dans la femelle jeune une forme mieux définie (fig. 12): c'est une masse à peu près ovalaire, et disposée presque transversalement. Antérieurement elle se termine par une extrémité simple, située sur la partie droite de l'animal ; postérieurement elle forme deux petits culs-de-sac égaux dirigés vers la gauche. Cet organe, que nous considérons comme le reste de la partie antérieure du tube digestif, semble complètement isolé : il forme une sorte de tube couvert de taches pigmentaires brunes et renferme à son intérieur une masse opaque dont nous n'avons pu déterminer la nature.

L'organe postérieur (fig. 1 et 3) est beaucoup plus net : il a une forme ovale parfaitement régulière et sa surface est tapissée de taches pigmentaires brunes, comme on en voit dans les glandes hépatiques des Crustacés. Sa partie postérieure se prolonge en un tube contourné qui semble déboucher à l'anus, ce qui nous fait croire qu'elle représente l'intestin terminal. Son aspect rappelle beaucoup celui d'un organe décrit par Fraisse chez certains Cryptonisciens et qu'il appelle l'*organe odorant*.

Outre cette forme parasite de l'*Ampelisca diadema* Costa que nous venons de décrire, nous avons trouvé dans l'envoi de divers *Ampelisca* parasités que nous devons à l'obligeance de notre ami Chevreux, un *Ampelisca spinimana* femelle porteur d'un *Podascon* qui, cette fois, était rempli d'embryons mûrs. Cette espèce, que nous avons nommée *P. Chevreuxi*, est certainement distincte, quoique très voisine, de la première. Toutes nos études sur les Épicarides nous ont démontré la spécificité absolue des parasites dans ce groupe, chaque fois que nous avons pu soigneusement étudier les adultes

des deux sexes et les phases embryonnaires ; mais, dans le cas présent, nous n'avons eu à notre disposition que trois exemplaires de femelles adultes de trois espèces différentes, une femelle jeune, pas un seul mâle et une femelle d'une seule espèce portant des embryons à maturité. Il ne nous est donc pas possible de donner des diagnoses différentielles, solidement établies, des diverses espèces que nous avons eues sous les yeux, d'autant plus que l'unique stade que nous ayons pu observer dans toutes ces espèces était celui de la femelle adulte, stade définitif où la convergence joue le plus grand rôle : c'est donc précisément à cette phase que les espèces différentes se ressemblent le plus.

Cependant nous avons pu noter quelques différences dont nous ne voulons ni ne pouvons apprécier l'importance, à cause de la rareté des exemplaires étudiés.

Podascon Chevreuxi ne présente pas trace, chez la femelle adulte, du cinquième péreiopode, encore visible chez *P. Della Vallei*. De plus, chez celui-ci, les bords libres des deux derniers somites thoraciques, qui constituent une partie de l'ouverture postérieure de la cavité incubatrice, sont plus rugueux et présentent des tubercules qu'on ne trouve pas dans la première espèce.

Enfin, l'unique exemplaire de la troisième espèce, que nous désignerons sous le nom de *P. haploopis*, fut trouvé sur une femelle d'*Haploops tubicola* Lilljeborg, pêchée dans la baie de Concarneau et qui était conservée dans la collection du laboratoire de Wimereux Elle présentait un intérêt tout particulier par la présence d'un parasite bopyrien que nous avons décrit plus haut (voir page 436).

Cette troisième espèce de genre *Podascon* était encore une femelle adulte remplie d'embryons peu avancés, ayant bien l'aspect de très jeunes *Isopodes*, mais non encore caractérisés comme *Bopyriens*. Elle présentait un caractère qui peut servir à la différencier nettement des deux précédentes : l'extrême petitesse de son organe anal ; tandis que plus haut nous avons vu cet organe être à peu près moitié plus petit que l'organe antérieur ou dorsal, chez *P. haploopis* il en est environ la dixième partie et c'est à peine s'il présente sur son pourtour quelques petites glandes jaunâtres, au lieu de la masse brune foncée qui l'entoure et décèle sa présence dans les autres espèces.

Description de l'embryon.

Nous avons dit qu'aucune des femelles des trois espèces citées n'était accompagnée d'un mâle: une d'entre elles, heureusement, portait des embryons prêts à être pondus. Cet embryon de *P. Chevreuxi* est figuré Pl. VI, fig. 13, vu de profil : il présente la forme caractéristique des embryons d'Épicarides ; c'est un petit Sphérome à six paires de péreiopodes, la sixième paire différant des cinq premières. La tête présente à sa face inférieure un rostre identique à celui que nous avons décrit antérieurement chez tous les Bopyriens à ce stade ; l'antennule est formée par un petit mamelon, représentant le protopodite, sur lequel sont implantées deux petites rames réduites chacune à un seul article garni de quelques soies; l'antenne est comme toujours remarquablement développée : elle comprend sept articles, les quatre premiers plus longs et le dernier portant quelques longues soies, dont la plus grande atteint la partie postérieure de l'embryon. Les deux plus grandes soies sont barbelées ainsi que celles des uropodes (fig. 16). Des sept somites thoraciques , les six premiers (fig. 14) portent seuls une paire de péreiopodes. Les cinq premières paires sont constituées par des appendices robustes terminés par une griffe aiguë ; le propodite est fortement élargi et contient les muscles puissants qui font mouvoir le dactylopodite ; sur le bord tranchant du propodite, sont insérés deux poils aplatis, lamelleux, dont le bord extérieur est finement découpé et pectiné.

La dernière paire de péreiopodes (fig. 15) est plus allongée et plus débile que les autres ; le propodite est moins large mais il présente toujours les deux poils pectinés (dans la figure, ces poils sont vus de profil et ressemblent ainsi à de petites soies raides ; vus de face ils sont identiques à ceux dessinés fig. 14) ; le dactylopodite forme une griffe grêle et flexible bien différente de celle des autres pattes thoraciques.

Le pléon présente à sa partie ventrale une saillie très visible sur l'embryon placé de profil (*bv*, fig. 13), mais sans offrir les complications que nous trouvons dans les genres d'Épicarides parasites des Isopodes. Il y a cinq paires de pléopodes avec trois soies à l'endo-

podite et deux à l'exopodite ; les uropodes sont de la forme ordinaire et munis de longues soies à barbules courtes (fig. 15). Entre ces points d'attache des deux uropodes est inséré, à la face ventrale du telson, un long tube rigide, transparent, qui semble, par sa position, être un prolongement anal.

Nos renseignements sur les stades embryonnaires se borneraient à ces quelques détails, si nous n'avions la bonne fortune de pouvoir les compléter en empruntant au Rév. STEBBING (**94**, p. 46), la description du second stade larvaire, la phase cryptoniscienne.

En effet, sur un Amphipode des mers boréales du genre *Onesimus*, au milieu des œufs contenus dans le marsupium, il a rencontré et étudié avec sa sagacité ordinaire un petit Isopode qui, s'il n'appartient pas au genre *Podascon*, en est certainement très voisin (1). Aussi, jusqu'à plus ample informé, le ferons-nous rentrer provisoirement dans ce genre, en l'appelant *Podascon* (?) *Stebbingii*, priant le savant carcinologiste anglais d'en accepter la dédicace.

Voici la traduction du passage qui concerne cet Épicaride :

« Le spécimen d'*Onesimus plautus* KRÖYER, noté à la page 10 (2), contenait treize œufs : parmi ceux-ci, et beaucoup plus petit que chacun d'eux, était un petit Isopode de la tribu des Épicarides. Il correspond très exactement avec celui qui a été décrit et figuré par MM. GIARD et BONNIER dans leur mémoire sur *Probopyrus* et *Palœgyge* (p. 18, Pl. VI, 1888) sous le nom de « Stade cryptoniscien ». Dans le présent spécimen, les premières antennes semblent bien être très distinctes l'une de l'autre à leurs bases. Le premier article, comme on le voit ci-dessous, est une plaque allongée et légèrement courbée, beaucoup plus large que longue, avec deux petites soies sur le bord latéral supérieur, tandis que l'inférieur est découpé en sept dents assez fortes dont la plus large est la médiane, Le second article est également en lame, plus petite que la première,

(1) Il est possible, en effet, que le Bopyrien parasite des Lysianassides (auxquels appartient le genre *Onesimus*) ne soit pas un *Podascon* proprement dit, comme les autres parasites des Ampéliscides, mais les diverses familles de Gammarides constituent un tout tellement homogène, que leurs parasites ne peuvent être bien différents.

(2) Cet Amphipode avait été dragué par 52 brasses le 29 Juillet 1881, par 70° 30′ 8″ de latitude N. et 49° 41′ 5″ de longitude L.

le bord distal plutôt dirigé en dehors que vers le bas, et découpé en quatre dents dirigées en dedans, et avec une sorte de dent supplé-

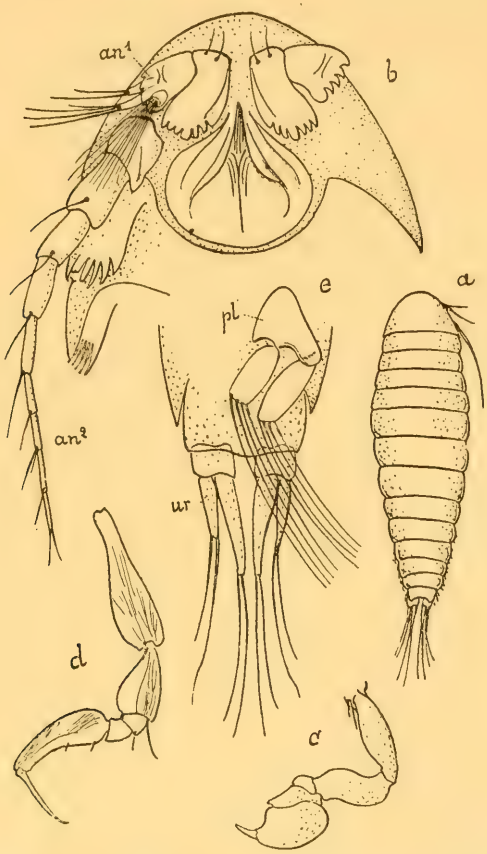


Fig. IV. — *Podascon* (?) *Stebbingi*, au stade cryptoniscien, d'après STEBBING.

a, l'animal vu par la face dorsale ;
b, extrémité céphalique, vue par la face ventrale (*an*¹, antennule ; *an*², antenne) ;
c, première patte thoracique ;
d, troisième patte thoracique ;
e, extrémité postérieure du corps, vue par la face ventrale ; (*pl*, dernier pléopode ; *ur*, uropode).

mentaire apparaissant à travers la surface supérieure ; près du bord elle porte aussi deux petites soies. Près le bord distal du deuxième article, sont insérées trois branches d'un seul article : la supérieure

porte deux soies beaucoup plus longues qu'elle-même ; la médiane plus longue, porte, à ce qu'il semble, quatre soies dont deux très longues. La dernière branche est très courte et porte peut-être une vingtaine de très longs bâtonnets étroits, transparents et hyalins. Selon MM. Giard et Bonnier, ces bâtonnets, dans leur spécimen, étaient attachés sur un lobe du second article. Dans le présent spécimen ils étaient, sans aucun doute, fixés sur une petite branche. La seconde antenne compte neuf articles, les cinq articles du flagellum étroits et assez longs, avec chacun une paire de soies apicales ; le second article du pédoncule a une soie subapicale, le troisième et le quatrième ont chacun une soie apicale. Les organes buccaux forment une masse triangulaire et arrondie fortement unie, avec une paire de pointes aiguës placées de façon à faire saillie par le sommet vers le front. La plaque ventrale repliée sur la base de chacune des pattes thoraciques a son bord découpé en cinq dents.

» Les deux paires de gnathopodes ont le troisième article assez long et large, mais plus court que le second ; le quatrième article est petit, le cinquième court mais large ; le sixième est assez massif, ayant sur le bord postérieur deux très courtes épines larges dont le bord distal est denté, en face un doigt court et recourbé pouvant se refermer inférieurement.

» Les trois derniers articles sont décrits d'après la première paire seulement, car, dans la seconde, ils avaient été détachés. Les péreiopodes paraissent concorder avec ceux du spécimen figuré par MM. Giard et Bonnier, et les pléopodes diffèrent peu, sauf que les rames sont plus espacées et plus allongées, la rame externe est aussi ici considérablement plus longue que l'interne. Les uropodes ont un court pédoncule et des rames étroites, l'interne beaucoup plus longue que l'externe, l'une et l'autre portant deux longues soies à leur extrémité. La tête semi-circulaire, le péreion croissant en largeur jusqu'au cinquième segment et diminuant au septième, et les six segments du pléon effilé, s'accordent avec l'exemplaire comparé; mais tandis que ce spécimen est décrit comme ayant deux larges yeux, possèdant chacun un cristallin arrondi entouré par une zône de pigment noir, il n'y avait dans notre individu aucune trace d'yeux. MM. Giard et Bonnier inclinent à croire que leur exemplaire peut appartenir au genre *Palœgyge,* dont ils ont décrit

une espèce trouvée cavité branchiale gauche de *Palæmon dispar*. Une forme très semblable a été décrite par BUCHHOLZ, chez *Hemioniscus balani*. Les circonstances dans lesquelles le présent spécimen a été trouvé font qu'il est possible que ce stade cryptoniscien est celui d'un *Cabiropsidæ*. Les caractères que l'on vient de donner pourront servir à le faire reconnaître dans l'avenir, mais jusqu'à ce que les formes adultes soient découvertes, il semble à peine possible de déterminer la famille à laquelle un animal au stade cryptoniscien doit être assigné ».

*
* *

Ainsi que nous l'avons dit ci-dessus (v. page 451), la parenté des *Podasconidæ* avec les *Cryptoniscidæ* ne peut faire l'objet d'un doute et elle se manifeste surtout par la structure du tube digestif qui présente le renflement de l'intestin terminal et la masse pigmentaire environnante, si caractéristique des Cryptonisciens. Comme les *Cabiropsidæ*, les *Podasconidæ* se rapprochent surtout des *Cryptoniscidæ* de la section des *Liberæ* et surtout des *Cabirops*. La première forme larvaire des *Podascon* est toutefois bien différente de celle des *Clypeoniscus*. Elle ne possède pas le bouclier ventral si caractéristique de ce dernier genre ; mais elle ne ressemble pas néanmoins au premier embryon des *Cryptoniscus* et, par le développement considérable du prolongement pygidial (stylet anal), elle rappelle plutôt la première larve des Céponiens et des Phryxiens.

En ce qui concerne l'organisation de l'adulte, les *Podasconidæ* ne sont pas céphalisés et, à ce point de vue, ils se rapprochent des *Clypeoniscus* plutôt que des *Cryptoniscidæ* perforants, mais la cavité incubatrice paraît encore avoir pris naissance par un processus différent. Il semble, en effet, que les appendices thoraciques des *Podascon* sont conservés, au moins à l'état de rudiments, et dès lors la partie qui constitue le recouvrement de la chambre incubatrice ne peut être homologuée aux épimères, comme chez *Clypeoniscus*, mais à tout l'ensemble des lamelles incubatrices dépendant des cinq premières pattes thoraciques.

L'étude des genres de *Dajidæ*, décrits par G.-O. Sars, sous le nom d'*Heterophryxus*, jetterait sans doute une certaine lumière sur ce mode de formation. Nous croyons utile de répéter ici ce que nous écrivions, il y a quelques années, dans notre mémoire sur les Épicarides de la famille des *Dajidæ* (**89**[c], p. 288).

« Le genre *Heterophryxus*, disions-nous en substance, mérite d'attirer particulièrement l'attention du morphologiste. Nous avons montré que chez la plupart des *Dajidæ*, tandis que la métamérisation est sensiblement conservée du côté dorsal, il existe une tendance de tous les appendices ventraux à se porter en avant autour d'un espace étroit, l'aire buccale de G.-O. Sars, qu'il serait mieux d'appeler l'aire sous-buccale. On pourrait supposer que, dans le passage aux *Cryptoniscidæ*, ces appendices graduellement réduits ont fini par disparaître, ne laissant pour traces que les rudiments assez mal définis, signalés par Fraisse, notamment dans le voisinage de l'ouverture antérieure de la chambre incubatrice chez *Cryptoniscus paguri*. Mais *Heterophryxus* nous prouve qu'un autre mode de passage est possible entre les *Dajidæ* et des formes telles que les *Podasconidæ*, voisines à tant d'égard des *Cryptoniscidæ*. Chez *Heterophryxus*, en effet, les pattes thoraciques ont gardé leur position normale et ont été rejetées seulement un peu vers le haut par le développement de la cavité incubatrice. Il suffirait de supposer une réduction plus complète de ces appendices pour arriver à homologuer ce *Dajien* anormal avec *Podascon Della Vallei*.

» Sans nous prononcer d'une façon tout à fait affirmative, puisque nous ne connaissons l'*Heterophryxus appendiculatus* que par les dessins de G.-O. Sars, et en nous appuyant sur notre connaissance de la morphologie des autres *Dajidæ*, nous croyons que la première paire de pattes thoraciques d'*Heterophryxus*, sans doute très rapprochée de la tête, n'a pas été vue par le savant Norwégien. L'appendice postérieur que Sars a pris pour la cinquième paire de pattes deviendrait alors une *sixième* paire absolument invraisemblable chez les *Dajidæ*. Mais nous pensons que cet appendice s'est nullement un membre thoracique et qu'il correspond à l'extrémité de la dernière lame incubatrice, laquelle chez *Aspidophryxus Sarsi* se termine déjà par une sortie de bifurcation assez compliquée ». (Voir pour le dessin de cet organe, la fig. 6, Pl. VIII de notre mémoire de 1889).

Il résulte de cette discussion que tout en se rapprochant à certains égards des Épicarides parasites des Isopodes, les *Podasconidæ* en diffèrent par des caractères assez importants pour constituer une famille distincte. Les deux phylums ne doivent pas d'ailleurs être subordonnés l'un à l'autre, mais constituent les deux rameaux divergents d'un tronc commun qui se relie à la souche ancestrale des *Cryptoniscidæ*.

Cette famille se caractérise donc de la façon suivante :

PODASCONIDÆ G. et B.

Femelle adulte réduite à un sac incubateur formé postérieurement et latéralement par toute la paroi du corps, et antérieurement par deux lames provenant des cinq paires d'oostégites fusionnées ; les cinq premières paires de péréiopodes sont encore visibles, ainsi que les cinq paires de pléopodes, quoique tout à fait rudimentaires ; la masse viscérale est réduite à l'*organe dorsal* et à l'*organe anal* (organe odorant de Fraisse).

Mâle inconnu.

Embryon à forme typique, sans bouclier pléal et avec un tube anal très développé.

Larve cryptoniscienne se rattachant aux *Cryptoniscidæ* pour la structure des antennes, des épaulettes coxales et des pléopodes.

Hab. : Sur les Amphipodes (familles des *Ampeliscidæ* et des *Lysianassidæ*.)

I. GENRE *PODASCON* G. et B.

1. **Podascon Della Vallei** G. et B.

Podascon Della Vallei, Giard et Bonnier, Sur un Épicaride parasite d'un Amphipode, etc., Compt. Rend. Acad. Scienc., 29 avril 1889, vol. 108, p. 902-905.

Podascon Della Vallei, Della Valle, Gammarini del golfo di Napoli, Fauna and Flora del Golfes der Neapel, Monog. XX, 1893, p. 289.

Parasite d'*Ampelisca diadema* Costa.

Hab. : Golfe de Naples (Della Valle).

2. **Podascon Chevreuxi** G. et B.

Podascon Chevreuxi, GIARD et BONNIER, Sur deux types nouveaux de Choniostomatidæ des côtes de France, Compt. Rend. Acad. Sc., 25 Sept. 1893.

Parasite d'*Ampelisca spinimana* CHEVREUX.
Hab. : Le Croisic (CHEVREUX).

3. **Podascon haploopis** G. et B.

Parasite d'*Haploops tubicola* LILLJEBORG.
Hab. : Concarneau (Bretagne).

4. **Podascon** (?) **Stebbingi** G. et B.

" Parasitic Isopod " STEBBING, The Amphipoda collect. during the Voyag. of the Will. Barents in the Arctic Seas, 1880-84, Bijd. tot de Dierkund. intgeg. door het Konink. Zoöl. Gen. « Natura Artis Magistra », Amsterdam 1894, p. 46.

Parasite d'*Onesimus plautus* KÖRYER.
Hab. : Océan Arctique (Longit. 49° 41′ 5″ ; lat. 70° 30′ 8″).

LES SPHÆRONELLIDÆ.

L'histoire des *Podasconidæ* est intimement liée à celle de Crustacés Copépodes parasites appartenant à la famille des *Choniostomatidæ*. Dans un travail antérieur (**89**[b] et [d]) nous avons essayé de déterminer les limites de cette famille établie par HANSEN pour le seul genre *Choniostoma*. Nous avons montré qu'on devait y rattacher le genre *Sphæronella* SALENSKY et un curieux genre nouveau, *Aspidœcia* G. et B., découvert par nous sur un *Erythrops* (Mysidien). Nous avons aussi essayé de prouver qu'il existait entre ces Copépodes et les Isopodes Épicarides des rapports éthologiques encore mal définis. Dans certains cas, en effet, un Choniostomatide et un Épicaride se rencontrent simultanément sur le même hôte : dans d'autres cas, une même espèce de *Malacostraca* est infestée dans une localité déterminée tantôt par un Choniostomatide, tantôt par un Épicaride. Enfin, parfois aussi comme chez les *Hippolyte*, un *Choniostoma* semble prendre la place occupée antérieurement par un Bopyrien. En résumé, il semble bien que les Choniostomatides et les Épicarides ne sont pas des parasites indépendants d'un même

hôte, puisqu'on les rencontre sur un petit nombre de types et toujours simultanément dans une même localité, mais il est difficile de décider la nature du lien qui les unit. Les Choniostomatides sont-ils des parasites des Épicarides dont ils prendraient la place en les faisant périr, ou les Épicarides facilitent-ils seulement l'entrée des Choniostomatides en produisant sur les *Malacostraca* des déformations et une castration parasitaire plus ou moins complète? C'est cette dernière hypothèse qui nous paraît actuellement la plus vraisemblable.

L'étude des *Podasconidæ* nous a apporté sur cette question des Choniostomatides des éléments nouveaux.

D'une part, nous avons trouvé sur les côtes de France une espèce du genre *Sphæronella* qui, jusqu'à présent, n'avait été signalé que dans le Golfe de Naples : d'autre part, la découverte d'un type générique nouveau de Copépode parasite des *Ampelisca*, et très proche parent des *Rhizorhina* H. J. Hansen, nous a permis d'étendre les limites de la famille des *Choniostomatidæ* et d'y faire rentrer un certain nombre de genres parasites des Annélides.

A l'occasion de notre note préliminaire (**89**[a]) sur *Podascon Della Vallei*, Épicaride parasite d'*Ampelisca diadema* Costa, notre ami Chevreux nous envoya un certain nombre d'*Ampelisca spinipes* Boeck, *A. tenuicornis* Lilljeborg et *A. spinimana* Chevreux, recueillis au Croisic et qu'il pensait infestés par des *Podascon*.

L'examen attentif de ces Amphipodes, qui étaient tous des femelles stériles, nous prouva qu'un seul exemplaire d'*A. spinimana* portait un *Podascon* d'espèce nouvelle, *Podascon Chevreuxi* G. et B., que nous avons décrit ci-dessus.

Tous les autres parasites étaient, non pas des Isopodes Épicarides, mais des Copépodes de la famille des *Choniostomatidæ* appartenant à deux genres différents.

Le parasite d'*Ampelisca tenuicornis* est un *Sphæronella* distinct de l'espèce méditerranéenne étudiée par Salensky: nous l'avons appelé *Sphæronella microcephala*. Dans la description suivante, nous ferons ressortir les caractères différentiels qui permettent de reconnaître facilement la femelle de cette espèce et de la distinguer d'avec *Sphæronella Leuckarti*.

Malgré les recherches les plus minutieuses sur les quatre exemplaires d'*Ampelisca* infestés par *Sphæronella microcephala*, nous n'avons pu trouver le mâle de cette espèce.

Description de *Sphæronella microcephala*.

La figure 40 (Pl. XII) représente une femelle d'*Ampelisca tenuicornis* LILLJEBORG provenant du Croisic et infestée par *Sphæronella microcephala* : maintenu par les oostégites (*o*) de l'Amphipode, au milieu de la cavité incubatrice, au niveau du cinquième segment thoracique, apparaissait un corps régulièrement sphérique (*S*) ; en avant et en arrière on pouvait compter de 8 à 9 paquets d'œufs (*œ*), en contenant chacun de 60 à 80, et également maintenus par des oostégites, mais libres dans la cavité incubatrice de l'hôte. Le parasite tenait béante cette cavité, qui, dans les trois exemplaires parasités mis à notre disposition, était remplie de particules étrangères, grains de sable, etc., qu'on ne trouve jamais chez une femelle saine d'Amphipode. Quand cette cavité est vide, ces oostégites sont intimement appliqués à la face ventrale ; quand elle est remplie d'embryons, leur masse compacte, maintenue par les oostégites munis de longues soies, empêche l'entrée des matières étrangères.

Quand le Copépode est enlevé de son hôte, il se présente comme un corps sphérique mesurant $0^{mm},4$ environ et, au premier abord, ne semble offrir aucun organe différencié ; ce n'est que par un examen prolongé qu'on aperçoit enfin un petit tubercule à peine visible qui est la tête (fig. 41, 42, *c*).

Cette tête, vue ventralement (fig. 43), présente d'abord une paire de petites antennes (*an*) de trois articles ornés de quelques petites soies. Entre la base de ces appendices, se trouve l'ouverture buccale (*b*) entourée par un disque chitineux qui forme une véritable ventouse. Au fond de l'orifice de la bouche, font saillie les deux extrémités aiguës des mandibules (*m*) dont on voit la base par transparence à l'intérieur des téguments. Puis vient une paire de gros appendices courts et trapus, formés de quatre articles dont le dernier a la forme d'une griffe : ce sont les maxillipèdes internes (*mi*). Au-dessous se trouvent les maxillipèdes externes (*me*), plus grêles et triarticulés.

On voit encore par transparence les faisceaux musculaires striés, qui font mouvoir ces divers appendices, insérés sur le bord chitineux du segment céphalique. Tout à l'entour se trouvent de grosses cellules glandulaires (fig. 42, *gl*).

Le reste du corps forme une masse régulièrement sphérique où il est d'abord assez difficile de distinguer quelque chose. Au centre on trouve une masse d'un jaune verdâtre (dans l'alcool) que nous avons reconnue être l'ovaire *(ov)*; de part et d'autre, les oviductes *(od)*, sous forme de gros cordons pelotonnés sur eux-mêmes et remplis d'œufs. Vers la partie inférieure se trouve une région glandulaire avec deux masses symétriquement disposées, plus claires, qui correspond aux *receptacula seminis (ri)*. Enfin, à la partie postérieure du corps, juste à l'opposé de la tête on voit la plaque génitale *(g)*, de structure assez complexe.

Quand on examine cette partie de l'animal (fig. 44), on voit au centre un arc de cercle chitineux *(c)* qui, postérieurement, se termine par deux branches divergentes et massives. Dans l'espace délimité par ce bord de chitine se montrent les deux ouvertures génitales *(o)*: celles-ci forment deux fentes couvertes par un opercule chitineux linéaire, mis en mouvement par de forts faisceaux musculaires striés insérés sur l'arc de cercle chitineux. A ces ouvertures viennent déboucher les deux oviductes *(ov)* et deux organes, à parois épaisses et d'aspect réfringent, les *receptacula seminis (rs)*. Au centre même de l'aire génitale, il existe un espace cordiforme clair *(ec)*, avec trois petites vésicules granuleuses aux trois sommets, la supérieure étant la plus grande et la plus nette ; toute cette partie est située profondément, sous le tégument. Au-dessous, et près des branches divergentes de l'armature chitineuse, deux petits tubercules également chitineux *(a)*, percés d'un orifice : ce sont les ouvertures d'une paire de grosses glandes *(g.c)*, à contenu granuleux homogène : les glandes collétériques ; dans la figure, on voit le contenu de ces glandes, destiné à fournir l'enveloppe des paquets d'œufs pondus, éjaculé et séché autour des ouvertures.

Sur l'arc chitineux qui entoure l'aire génitale s'insèrent de grêles faisceaux musculaires *(m)*, qui pénètrent dans l'intérieur des téguments et vont s'insérer près de la tête à la paroi du corps.

Un des exemplaires de *Sphæronella* (fig. 41), a été fixé par l'alcool au moment où s'accomplissait la ponte : on voit en effet, près de la plaque génitale, deux coques transparentes encore adhérentes au corps et contenant chacune un œuf unique : cette coque était formée d'un emembrane finement ponctuée et chitineuse.

Nous avons pu examiner quelques stades du développement des œufs, grâce à la multiplicité des paquets qui environnaient chaque femelle ; malheureusement ces stades étaient très peu avancés : la fig. 45 représente l'œuf avant la segmentation : dans la fig. 46, l'embryon est en pleine segmentation et les cellules exodermiques présentent déjà les caractères des cellules de l'adulte. Enfin, la fig. 47 représente la fin de l'épibolie : on remarque au centre de l'œuf quelques grosses sphères réfringentes.

*
* *

Dès qu'il eut connaissance de notre note préliminaire sur *Sphæronella microcephala*, le professeur H.-J. Hansen eut l'amabilité de nous présenter au sujet de ce parasite quelques remarques dont il nous a autorisé à faire tel usage qui nous semblerait bon.

En faisant des recherches dans les admirables collections du Musée de Copenhague (1), le Professeur Hansen a découvert 38 espèces du groupe des *Choniastomatidæ* dont il prépare en ce moment une étude monographique. Parmi ces espèces, il en est une qui présente avec notre *Sphæronella microcephala* une ressemblance extraordinaire. Le Professeur Hansen l'avait même dans ses notes manuscrites appelée du même nom ; mais cette espèce est parasite d'*Ampelisca typica* Sp. Bate et non d'*A. tenuicornis* Lillj.

Cependant, *A. tenuicornis* présente aussi, sur les côtes de Danemarck, un parasite du genre *Sphæronella :* mais ce parasite est tout à fait différent, d'après Hansen, de celui que nous avons rencontré dans le marsupium de la même *Ampelisca* pêchée au Croisic.

(1) En ce qui concerne plus spécialement les collections des Crustacés, le Musée de Copenhague est infiniment plus riche que le British Museum et que notre Museum de Paris. Il suffira de dire, pour prouver cette richesse, que la collection des Hypérides envoyée en communication à Bovallius, pour la préparation de sa monographie de cette famille, renfermait 1318 tubes et qu'il existe encore à Copenhague plus de 200 tubes ou flacons renfermant des animaux de ce groupe ! Nous devons aussi louer sans réserves la générosité avec laquelle le Directeur et les Conservateurs de ce magnifique Musée mettent à la disposition des spécialistes les collections dont ils ont la garde. De pareils exemples devraient être imités dans d'autres pays.

Les *Ampelisca* du Croisic ont été vues par G.-O. SARS, de sorte qu'à la compétence spéciale de notre ami CHEVREUX, s'ajoutait, pour l'exactitude de la détermination, celle du savant professeur de Christiania.

Cependant, à la demande de HANSEN, nous avons reexaminé avec le plus grand soin les exemplaires d'*Ampelisca* infestés par notre *S. microcephala* et il ne peut subsister le moindre doute sur leur identité : ce sont bien des *A. tenuicornis* LILLJ.

Il demeure donc acquis qu'une même espèce d'*Ampelisca* peut, dans deux localités différentes, être infestée par deux Copépodes du même genre mais d'espèces différentes. Ce fait qu'HANSEN trouve *très curieux* ne nous paraît pas cependant tout à fait exceptionnel.

Pour ne pas sortir du groupe des Copépodes, *Hersilia apodiformis* PHIL., *Hersiliodes Thompsoni* CANU et *Giardella callianassæ* CANU, sont trois formes très voisines parasites de *Callianassa subterranea*, la première dans la Méditerranée, les deux autres dans le Pas-de-Calais. Et l'on pourrait multiplier beaucoup les exemples de ce genre dans les divers groupes d'animaux parasites ou commensaux.

Reste la question de l'identité supposée entre notre *Sphæronella microcephala*, parasite d'*Ampelisca tenuicornis*, et la *Sphæronella* trouvée par HANSEN chez *Ampelisca typica*, et à laquelle il a donné le même nom en manuscrit.

Pour élucider ce point délicat, nous avons envoyé au Professeur HANSEN tous nos dessins relatifs au parasite d'*A. tenuicornis*. « Votre *Sph. microcephala*, nous écrit-il, est sans aucun doute (*undoubtedly*) la même espèce que j'ai rencontrée sur plusieurs spécimens d'*Amp. typica*. La forme du bord chitineux autour des ouvertures génitales est très caractéristique pour *cette* espèce et la différence de taille entre la première et la seconde paire de maxillipèdes est aussi, comme vous l'avez indiqué, un excellent caractère. »

Cependant HANSEN lui-même nous signale une différence dans la forme du maxillipède externe chez l'espèce qu'il a étudiée, comparée à notre dessin qui a été fait à la chambre claire. De plus, chez le parasite d'*A. typica*, les maxillipèdes sont articulés plus près de la base de la première paire. Ce sont là évidemment des différences bien légères. Mais il ne faut pas oublier que nous ne connaissons ni le mâle ni l'embryon de la *Sphæronella* d'*A. tenuicornis* et, très

souvent, chez les Crustacés parasites, à des différences spécifiques insignifiantes dans le sexe femelle, correspondent chez les mâles des caractères beaucoup plus importants.

C'est ainsi que nous avions eu quelque scrupule à séparer spécifiquement le *Portunion Fraissei*, parasite de *Portunus holsatus*, du *Portunion Salvatoris*, parasite de *Portunus arcuatus*, lorsque nous ne connaissions que la femelle du premier de ces Entonisciens. La découverte du mâle nous a révélé un type tellement tranché, que nous avons cru devoir établir, pour l'y placer, un genre nouveau, *Priapion*.

Du reste en maintenant, provisoirement du moins, une distinction spécifique entre les *Sphæronella* parasites d'*Ampelisca tenuicornis* et *A. typica*, nous n'entendons nullement inférer que chaque espèce de Choniostomatide ne peut infester qu'une seule espèce de *Malacostraca*. HANSEN nous écrit qu'il est tout à fait sûr, d'après des exemples multiples, que la même espèce de Choniostomatide peut avoir deux hôtes différents. Cela est absolument conforme à ce que nous savons du parasitisme des Crustacés Copépodes, beaucoup moins exclusif que celui des Épicarides, surtout pour les formes semi-parasites qui ne contractent pas avec leur hôte des rapports éthologiques permanents.

Beaucoup de Lichomolgides sont dans ce cas. Le *Modiolicola insignis* AURIVILLIUS, par exemple, est très abondant dans le Pas-de-Calais, sur les branchies de *Modiola modiolus* L. ; AURIVILLIUS l'a découvert dans les *Modiola vulgaris* FLEM. et aussi dans la Moule, *Mytilus edulis* L. ; RAFFAELE et MONTICELLI l'ont obtenu dans *Mytilus edulis* L. var. *galloprovincialis* de la Méditerranée.

Toutefois, à notre avis, la plus grande prudence est nécessaire lorsqu'il s'agit d'affirmer l'identité spécifique de deux Crustacés parasites trouvés sur des hôtes différents et, s'il faut courir le risque de se tromper, nous pensons que l'erreur de ceux qui admettent à tort l'existence de deux types distincts est moins préjudiciable à la science que celle des zoologistes qui réunissent indûment deux formes réellement séparées. Dans le second cas, en effet, on supprime toute idée de comparaison attentive entre ces deux formes : dans le premier cas, au contraire, le désir de justifier la distinction des espèces établies incite le spécificateur à une étude approfondie de l'animal sous ses différents états, étude dont les résultats ne peuvent qu'être très profitables.

Le cas des parasites d'*A. tenuicornis* et *A. typica* n'est d'ailleurs pas le seul où se présente une discussion de ce genre. La même difficulté existe en ce qui concerne *Sphæronella Leuckarti* qui, d'après Della Valle, infesterait également deux hôtes différents (**93**[a], p. 289-290).

Sphæronella Leuckarti fut découvert et décrit en 1868 par Salensky, qui la trouvait à Naples dans le port de l'Immacolatella et aussi dans le port marchand, sur un Gammaride qu'il appelait *Amphithoe* et qu'il croyait d'espèce nouvelle. Conformément à ce qu'avait supposé Stebbing (1), Della Valle a reconnu que cet Amphiphode est la femelle d'un *Microdeutopus*, *M. gryllotalpa*. En 1885, Della Valle retrouva *Sph. Leuckarti* sur le même Gammaride, alors très abondant dans l'eau dormante du port, où il vivait en compagnie de *Melita brevicaudata* et d'*Elasmopus rapax*. Depuis, cette espèce est devenue beaucoup plus rare à la suite des travaux pour la construction des nouveaux môles.

« Mais, ajoute Della Valle, j'ai retrouvé, à ma grande surprise, le même *Sphæronella* dans la cavité incubatrice de l'*Ampelisca diadema* qui héberge déjà l'Isopode parasite *Podascon Della Valle*i. Et, chose très remarquable, *Sphæronella* et *Podascon* vivent dans des conditions tout à fait identiques. Aussi est-il difficile de juger, par un examen superficiel de l'hôte, si le parasite qu'il contient appartient à l'une ou a l'autre de ces deux formes. Il faut noter d'ailleurs que ni l'Isopode ni le Copépode ne sont bien fréquents, car j'ai rencontré deux fois le *Podascon*, deux fois aussi *Sphæronella*, mais jamais les deux parasites ensemble ; jamais non plus, plus d'un individu adulte à la fois ».

Toutefois, Della Valle ajoute à son observation une remarque qui nous paraît rendre très douteuse l'identité du *Sphæronella* parasite d'*Ampelisca diadema* avec *Sphæronella Leuckarti*.

« Une circonstance qui mérite d'être relevée est, dit-il, la correspondance entre la couleur du parasite et celle des œufs de son hôte. Nous avons dit précédemment que cette correspondance existe entre *Podascon* et *Ampelisca*. Maintenant je puis ajouter qu'on l'observe non seulement entre *Sphæronella* et *Microdeutopus* (où, comme l'a déjà indiqué Salensky, le parasite et les œufs sont de

(1) Voir notre mémoire sur les Choniostomatides, 1889, p. 363-364.

couleur verte), mais aussi entre *Sphæronella* et *Ampelisca*. Et, en conséquence, lorsque *Sphæronella* vit sur son deuxième hôte, la couleur de ce parasite change pour s'harmoniser avec celle des œufs de l'Amphipode. Cette uniformité de couleur entre le Copépode parasite et les œufs du Gammaride me porte à supposer que le *Podascon* et le *Sphæronella*, au lieu de vivre directement aux dépens de l'organisme de leur hôte, se nourrissent en détruisant la progéniture de ce dernier. Et ce qui me confirme dans cette supposition, c'est que dans les divers cas où j'ai rencontré soit l'Isopode, soit le Copépode, ni l'*Ampelisca* ni le *Microdeutopus* ne renfermaient la moindre trace d'œufs dans leur cavité incubatrice. Il est donc probable que les œufs sont détruits au fur et à mesure qu'ils sont pondus, ou même peut-être avant qu'ils ne soient sortis de la vulve, comme on pourrait le conclure de ce fait que le parasite occupe la partie postérieure du marsupium, c'est-à-dire le point où viennent déboucher les oviductes.

« Du reste, il est vraisemblable que dans les premiers temps après leur éclosion de l'œuf, les jeunes *Sphæronella* ne sont pas ectoparasites mais bien entoparasites et se développent dans l'oviducte, où ils trouvent leur nourriture lorsque les œufs arrivent progressivement à maturité. A l'appui de cette opinion, je citerai l'observation d'un *Ampelisca* qui renfermait dans sa cavité incubatrice un *Sphæronella* entouré de ses multiples paquets d'œufs et qui recélait en plus, vers l'extrémité externe d'un de ses oviductes, un très petit *Sphæronella* dans lequel se voyaient déjà cependant des œufs presque mûrs ».

Tout ce que nous savons du genre de vie des Crustacés parasites, qu'il s'agisse des Copépodes ou des Épicarides, ne nous permet pas d'accepter l'explication donnée par Della Valle de l'harmonie entre la couleur de ces parasites et celle des œufs de leurs hôtes. La couleur des *Podascon* et des *Sphæronella* n'est pas due (directement au moins) aux substances qu'ils ont ingérées, mais elle provient de la couleur de leurs propres œufs ou des embryons contenus dans le marsupium. Celle-ci est très indirectement reliée à la couleur des œufs de l'hôte infesté. De plus, les œufs des Amphipodes comme d'ailleurs ceux des autres Crustacés, ne sont pas pondus un à un à de longs intervalles, comme semble le supposer Della Valle, mais un certain nombre d'œufs, constituant une ponte et formant une masse suffi-

sante pour remplir la cavité incubatrice, sont émis rapidement, fécondés en même temps et suivent une évolution parallèle. Le parasite devrait être pourvu d'un appétit formidable et d'une structure buccale qu'il n'a pas, pour absorber coup sur coup tous ces œufs sans en laisser pénétrer un seul dans le marsupium. Au moment où le parasite encore jeune n'a pas subi la réduction complète de son appareil trophique, il serait complètement opprimé dans la chambre incubatrice par les œufs de son hôte si celui-ci mûrissait ses produits génitaux, et l'obstacle mécanique, apporté à la ponte par un Copépode logé à l'entrée de l'oviducte, serait parfaitement insuffisant.

Mais en réalité les œufs ne sont pas mangés par le parasite : ces œufs ne se développent pas, l'hôte étant stérilisé par suite de l'action physiologique, si remarquable, que l'un de nous a étudiée dans divers mémoires, sous le nom de *castration parasitaire*.

Dans des cas très rares, l'hôte ayant été infesté tardivement, cette action ne s'exerce pas aussi énergiquement et quelques œufs peuvent être pondus et fécondés, comme nous l'avons vu une fois chez *Clypeoniscus*, mais ce sont là des exceptions. En général, l'hôte est infesté avant qu'il ne soit arrivé à l'état adulte. Sous l'influence du parasite, son développement génital est arrêté sans que la croissance discontinue, de sorte qu'à l'époque où devrait se produire normalement la maturité sexuelle, la progéniture légitime est remplacée par le parasite et les embryons de celui-ci.

Que la substance colorante des œufs des Crustacés existe dans le sang à l'état dissous avant de s'amasser dans le vitellus nutritif, cela est en partie prouvé par les belles observations d'Ehrenbaum sur le homard. On sait, en effet, que chez cette espèce, lorsque la ponte est empêchée (chez les femelles gardées en captivité, par exemple), la substance colorante est résorbée et charriée par le sang dans tous les tissus. Il est donc très possible que la matière colorante des œufs des Amphipodes, chez lesquels le développement génital est arrêté par *castration parasitaire*, demeure dans le liquide sanguin et passe ensuite dans le parasite et plus tard dans les œufs de ce dernier. Plus vraisemblablement ce n'est pas la matière colorante elle-même, mais ses principes constituants qui existent dans le liquide sanguin. En tout cas, ce n'est, comme on le voit, que par un processus très indirect qu'il pourrait s'établir chimiquement une harmonisation

entre la couleur des œufs du parasite et celle des œufs de l'hôte. Il est permis de supposer aussi que la sélection naturelle entre en jeu pour établir cette concordance profitable au parasite, puisqu'en ressemblant à la ponte de son hôte, il profite par là même de tous les moyens de protection que celle-ci a dû acquérir dans le cours des générations (1).

La différence de coloration des œufs de *Sphæronella Leuckarti* et de *Sphæronella* parasite d'*Ampelisca diadema*, ne nous paraît donc pas une particularité éthologique superficielle susceptible d'être acquise rapidement, de telle sorte par exemple que les embryons d'une même ponte de *Sphæronella* entrant les uns dans la chambre incubatrice d'un *Microdeutopus*, les autres dans le marsupium d'un *Ampelisca*, produiraient immediatement les premiers des œufs jaunes, les seconds des œufs verts. Nous croyons que cette particularité a été produite graduellement au cours des générations successives, sous l'influence des facteurs soit directs, soit indirects de l'évolution, et que, par conséquent, elle correspond à un véritable caractère d'ordre spécifique. Par suite nous admettons qu'il y a lieu de séparer provisoirement le parasite d'*Ampelisca* que nous appellerons *Sphæronella diadema*, du parasite de *Microdeutopus*, *Sphæronella Leuckarti*.

Description de *Salenskya tuberosa*.

Parmi les *Ampelisca* du Croisic que nous devons à notre ami E. Chevreux, un exemplaire de *A. spinipes* Boeck était porteur d'un curieux parasite que nous avons désigné dans notre note préliminaire, sous le nom de *Salenskya tuberosa*, en l'honneur de l'éminent zoologiste russe à qui nous devons les premiers renseignements explicites sur l'évolution des *Choniostomatidæ*.

(1) La plupart des Crustacés parasites choisissent sur leurs hôtes des positions très protégées, soit qu'ils occupent la cavité branchiale (*Bopyrus*, *Gyge*, *Choniostoma*, Entonisciens, etc.), soit qu'ils prennent la place occupée normalement par la ponte (*Podascon*, *Sphæronella*, *Sacculina*, *Phryxus*, etc.). Supposer qu'un *Phryxus* ou une *Sacculina* ont dévoré les œufs d'un *Pagurus* ou d'un *Carcinus*, parce qu'on les rencontre fixés près de l'ouverture génitale de leur hôte et à la place normalement occupée par la ponte, paraîtrait à bon droit une supposition tout à fait absurde. L'hypothèse de Della Valle sur le mode de nutrition de *Podascon* et de *Sphæronella*, est absolument du même genre.

Nous n'avons eu qu'un seul spécimen de ce parasite qui, par la dégradation de la femelle adulte, se rapproche de *Choniostoma* et plus encore d'*Aspidœcia*. Le corps de la femelle (Pl. XIII, fig. 48) est irrégulièrement piriforme et terminé en cône à la partie supérieure qui est le point de fixation de l'animal *(c)*. Il se trouvait fixé entre le quatrième et le cinquième segment de l'Amphipode, à la partie ventrale et protégée par les oostégites qui la recouvraient.

Toute trace d'appendice masticateurs ou locomoteurs a complètement disparu. A la partie céphalique, se trouve un appareil fixateur (fig. 49) en forme d'amphidisque ou de bouton de manchette : la partie *b*, qui a la forme d'une petite table avec un pied central, pénètre dans les téguments chitineux de l'hôte et fixe solidement le parasite. Le pied central fait corps avec un axe chitineux qui divise en deux ouvertures le disque chitineux *c* : c'est par ces deux ouvertures que le parasite est mis en communication directe avec la cavité générale de son hôte.

A l'extrémité opposée on voit les deux ouvertures génitales symétriquement disposées. Chacune d'elles (fig. 50), se compose d'une ouverture circulaire à rebord chitineux épais *(c)* qui, vers la partie interne, forme dans son épaisseur un étroit pertuis *(p)* qui est le pore de fécondation ; l'ouverture génitale est fermée par une membrane chitineuse *(m)* transparente, tendue sur la plus grande partie de l'orifice et par une partie épaissie *(a)* qui vient, dans l'occlusion, s'appliquer exactement sur une protubérance chitineuse du rebord. La membrane est actionnée par de puissants faisceaux musculaires *(mu)*, visibles par transparence, près du point où débouche l'oviducte *(ov)*. Près du pore de fécondation sur la cuticule se trouve un poil raide.

Dans notre unique exemplaire, à l'une de ces ouvertures génitales, se trouvaient fixés les débris d'un tube chitineux transparent renfermant encore une vingtaine d'œufs (*œ*, fig. 48).

Dans le voisinage, nous avons trouvé trois mâles pygmées, qui avaient gardé la forme caractérisque des embryons de *Sphæronella* et de *Choniostoma* et n'avaient pas subi la métamorphose régressive qu'on constate chez les mâles de *Sphæronella Leuckarti* et d'*Aspidœcia Normani*. Ces trois exemplaires étaient en assez mauvais état, mais en les examinant attentivement nous avons pu reconstituer le type que nous avons figuré fig. 51 et 52, vu par la face dorsale et la face ventrale.

Le thorax, vu dorsalement, est régulièrement ovalaire. L'antennule *(an¹)* est triarticulée, avec quelques poils raides sur chacun de ses articles, et est terminée par une grosse soie sensorielle transparente *(p)*. L'antenne *(an²)* n'est qu'un petit tubercule muni de deux soies. La bouche *(b)* s'ouvre au fond d'un petit disque à bords élevés faisant ventouse : on y aperçoit les extrémités d'une paire de fortes mandibules *(md)*. Sous le disque buccal se voit une double saillie symétrique qui se prolonge jusqu'à l'insertion des maxillipèdes. La première paire, les maxillipèdes internes *(mi)*, est biarticulée et terminée par quelques soies raides ; les maxillipèdes externes *(me)*, plus considérables, sont insérés immédiatement au-dessous et composés de quatre articles dont le dernier seul porte deux soies raides. Enfin à la partie inférieure du thorax, à la face ventrale, se voit une éminence *(t)*, dont l'extrémité se place entre les insertions de la première paire de pattes thoraciques *(pt¹)*. Celles-ci sont biramées; la rame interne porte trois longues soies plumeuses, et l'externe seulement deux. Le second segment thoracique porte également une paire d'appendices biramés *(pt²)* garnis de soies plumeuses en plus grand nombre, quatre et cinq à chacune des rames. L'abdomen *(ab)* est très réduit et porte à chacun de ses angles postérieurs une petite soie ; enfin la furca *(f)* est divisée par une fente médiane en deux parties symétriques ornées chacune de quatre soies.

Dans le thorax se trouvent deux énormes réservoirs sphéroïdaux *(s)* que l'on considère comme des spermathèques chez les mâles des autres *Choniostomatidæ*. Ces deux organes se prolongent en deux tubes symétriques qui viennent déboucher au-dessus de l'insertion des antennules, par deux petites ouvertures (fig. 52, *o*) visibles à la face ventrale et situées sur une sorte de petit disque chitineux.

*
* *

Le parasite d'*Ampelisca spinipes* présente certainement une très grande ressemblance avec *Rhizorhina ampeliscæ*, parasite d'*Ampelisca lævigata* Lillj., décrit récemment par H.-J. Hansen dans un très intéressant mémoire accompagné d'une excellente planche (**92**, p. 1-28, Pl. III) et nous avons longtemps hésité à maintenir le genre *Salenskya*, créé par nous quelques mois après la publication du travail de Hansen. Cependant, comme la ressemblance entre *Salenskya*

et *Rhizorhina* est surtout grande pour le sexe mâle (principalement à l'état jeune) et que ces mâles sont si peu caractéristiques qu'on pourrait également les rapprocher des larves de *Choniostomatidæ*, comme d'autre part la femelle de *Salenskya* présente un appareil fixateur très différent de celui de *Rhizorhina*, nous avons cru devoir conserver, au moins provisoirement, la coupe générique que nous avions établie.

Au lieu d'être fixé à son hôte par des racines rappelant un peu celles de *Sacculina* ou par un renflement comparable à celui des *Herpyllobius*, la femelle de *Salenskya* possède un appareil chitineux spécial qu'on pourrait rapprocher plutôt de celui de *Saccopsis terebellidis* figuré par Levinsen (**78**, tab. VI, fig 21) et décrit très nettement par la phrase suivante : *antice bulla petiolata margine reflexo affixum* (*l. c.* p. 375 [25]).

La découverte de *Rhizorhina* et de *Salenskya* vient jeter un jour inattendu sur les rapports de parenté entre les *Choniostomatidæ*, jusqu'à présent si isolés dans le groupe des Copépodes, et un certain nombre de genres parasites des Annélides que Hansen propose de réunir en une famille distincte sous le nom de *Herpyllobiidæ*. Ce sont les genres *Herpyllobius* Steenstrup et Lutken, *Eurysilenium* M. Sars, *Saccopsis* Levinsen, *Bradophila* Levinsen, *Trophonophila* M. Intosh et *Œstrella* M. Intosh.

Hansen croit devoir séparer complètement la famille des *Herpyllobiidæ* de celle des *Choniostomatidæ*. Pour nous ces deux familles sont beaucoup plus voisines entre elles qu'elles ne le sont de n'importe quel autre groupe de Copépodes. Elles constituent tout au plus deux divisions, deux sous-familles si l'on veut, d'un vaste ensemble qu'on pourrait désigner sous le nom de *Sphæronellidæ*. Les *Sphæronellidæ* comprendraient deux subdivisions : les *Choniostomatinæ* et les *Herpyllobiinæ*.

Le caractère éthologique des paquets d'œufs multiples distingue les *Choniostomatinæ* des *Herpyllobiinæ* chez lesquels la femelle porte, comme chez les autres Copépodes, deux paquets d'œufs de même âge, qu'elle garde jusqu'au moment de l'éclosion.

De l'étude de *Salenskia* nous avons cru pouvoir conclure que le mâle des *Herpyllobiinæ* est progénétique. « Dans le voisinage des ouvertures génitales femelles ,disions-nous, nous avons trouvé trois mâles pygmées. Ceux-ci n'ont pas subi la métamorphose régressive qu'on constate chez les mâles de *Sphæronella Leuckarti* et

d'*Aspidœcia Normani*; ils ont gardé la forme caractéristique des embryons de *Sphæronella* et de *Choniostoma*. Cependant l'existence des deux énormes réservoirs sphéroïdaux, considérés comme des spermathèques chez les mâles des autres *Choniostomatidæ*, permet de croire qu'ils ont atteint leur maturité sexuelle. Nous serions donc en présence d'un fait de *progénèse* tout à fait comparable à celui que nous offrent les mâles Cryptonisciens de certains Épicarides et l'on peut se demander si, comme pour quelques-uns de ces derniers, il n'y aurait pas *dissogonie* dans le sexe mâle de *Salenskya*, c'est-à-dire si, après avoir fonctionné sous la forme larvaire, ces mâles, ou tout au moins l'un d'entre eux, ne pourraient subir la métamorphose régressive constatée chez ceux d'*Aspidœcia* et de *Sphæronella Leuckarti*. Peut-être aussi ces mâles pygmées sont-ils seulement des mâles complémentaires tels qu'on en connaît dans plusieurs groupes de Métazoaires parasites ».

Les recherches de Hansen prouvent que, chez *Rhizorhina*, la métamorphose régressive existe bien chez les mâles de ce genre d'*Herpyllobiinæ* et qu'elle est tout aussi accentuée que chez les *Choniostomatinæ*. Ce caractère différentiel entre les deux sous-groupes ne peut donc être maintenu.

Le reste de l'organisation concorde d'une façon remarquable, non seulement chez la femelle où, en raison de la dégradation, toute comparaison peut sembler dépourvue de valeur, mais aussi chez les mâles et les embryons : même tendance à la disparition de la deuxième paire d'antennes, même structure de l'appareil buccal avec la ventouse si spéciale et les appendices transformés en stylets, même disposition des membres thoraciques, etc.

Les jeunes individus surtout présentent une ressemblance extraordinaire et indiquent nettement la parenté des deux groupes.

Mais il est un caractère du mâle sur lequel nous désirons particulièrement attirer l'attention, parce qu'il est très exceptionnel et qu'on ne le retrouve dans aucune autre famille de Copépodes, en dehors des *Choniostomatinæ* et des *Herpyllobiinæ*.

Les canaux excréteurs des glandes génitales mâles débouchent dans la partie céphalique de l'animal et dans le voisinage de la bouche.

Ce caractère, tellement extraordinaire que nous ne l'avions signalé qu'avec réserve dans notre étude sur *Aspidœcia* et dans

nos recherches plus récentes sur *Salenskya*, HANSEN l'a mis complètement hors de doute dans son beau travail sur *Rhizorhina*, pour lequel il a disposé d'un nombreux matériel en parfait état de conservation.

Chez tous les *Sphæronellidæ*, les canaux génitaux mâles servent aussi à l'excrétion d'une substance cémentaire avec laquelle le mâle se fixe sur la femelle d'une façon plus ou moins durable. Ce rôle nouveau et ces connexions singulières des canaux génitaux constituent à coup sûr le trait le plus saillant de la morphologie de la famille des *Sphæronellidæ*, telle que nous la comprenons.

C'est seulement chez les Cirripèdes, et en particulier chez les *Rhizocephala*, que l'on retrouve quelque chose d'analogue. L'un de nous a montré en effet que, chez *Sacculina*, le testicule jeune sécrète une substance cémentaire avant de fonctionner comme glande génitale (1).

De plus, chez ces animaux, c'est aussi dans la région céphalique profondément déformée que viennent déboucher les canaux déférents. On peut donc se demander si les glandes mâles des *Sphæronellidæ* sont bien les homologues des testicules des autres Copépodes et si elles ne correspondraient pas plutôt à quelque état ancestral beaucoup plus éloigné, dont on retrouverait des traces chez les *Rhizocephala*.

*
* *

Nous avons cru utile d'ajouter à ce travail un tableau systématique de la famille des *Sphæronellidæ*, telle que nous venons de la définir. Outre les genres signalés dans ce tableau, il y aura lieu, sans doute, de comprendre dans la famille plusieurs types de Crustacés parasites des Annélides, signalés par MAC INTOSH et d'autres zoologistes, mais trop insuffisamment décrits pour leur assigner dès à présent une place systématique.

(1) « La structure histologique des testicules des *Sacculina*, représentés par ANDERSON comme simplement granuleux, est des plus compliquées ; on peut y reconnaître quatre couches distinctes. De plus, ces corps testiculaires ont une autre fonction à remplir ; ils sécrètent une substance d'apparence cornée et d'une grande résistance à tous les réactifs. La sécrétion se fait au centre même de l'organe chez la Sacculine jeune ; chez *Peltogaster*, c'est le canal déférent dont les parois sont très épaisses, qui paraît remplir surtout cette deuxième fonction ». [GIARD, sur l'organisation des Rhizocéphales, *C. R. de l'Académie des Sciences*, 27 Octobre 1873.]

Famille *SPHÆRONELLIDÆ* G. et B.

I.

Sous-Famille CHONIOSTOMATINÆ.

Cette sous-famille comprend les trois genres *Sphæronella, Choniostoma* et *Aspidæcia.*

Nous avons, dans un travail antérieur (**89**[d], p. 353-367), donné l'état actuel des connaissances acquises sur le systématique de ces trois genres. Au genre *Sphæronella*, il convient d'ajouter *S. microcephala* G. et B. décrit dans le présent mémoire. Mais l'histoire de ce groupe intéressant recevra prochainement des additions nombreuses et importantes par la publication de la monographie que prépare en ce moment H.-J. HANSEN et qui comprendra, comme nous l'avons dit ci-dessus, la description de 38 espèces la plupart absolument nouvelles (330 pages et 12 pl. in-4°).

I. *SPHÆRONELLA* SALENSKY.

1. Sphæronella Leuckarti SALENSKY.

Sphæronella Leuckarti SALENSKY, Ein neuer Schmarotzer Krebs, Archiv. für Naturgeschichte, XXXIV. Jahrg., I. Bd. 1868, p. 301-323, Pl. X.

Sphæronella Leuckarti SAL., GIARD et BONNIER. Note sur l'*Aspidæcia Normani* et la femelle des *Choniostomatidæ*, Bull. Scientif., T. XX, p. 341-372 ; pl. X-XI, 1889.

Parasite de *Microdeutopus gryllotalpa* COSTA.
Hab. : Golfe de Naples (SALENSKY, DELLA VALLE).

2. Sphæronella diadema (n. sp).

Sphæronella Leuckarti DELLA VALLE, Gammarini del golfo diNapoli, Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 1893, p. 289 ; (*pro parte*).

Parasite d'*Ampelisca diadema* COSTA.
Hab. : Golfe de Naples (DELLA VALLE).

3. Sphæronella microcephala G. et B.

Parasite d'*Ampelisca tenuicornis* LILLJEBORG.
Hab. : Le Croisic (CHEVREUX).

II. *CHONIOSTOMA* Hansen.

4. **Choniostoma mirabile** Hansen (1).

Choniostoma mirabile H. J. Hansen, Oversigt over de paa Djimphna-Togtet indsamlede Krebsdyr (Dijmphna-Togtet Zoologisk-botaniske Udbytte, p. 271-278, 1886).

Choniostoma mirabile Hansen, Giard et Bonnier, Note sur l'*Aspidæcia Normani* et sur la famille des Choniostomatidæ, Bull. Scientif. Fr. et Belg., T. XX, 1889, p. 341-372.

Parasite d'*Hippolyte Gaimardi* M. Edwards.

Hab. : Mer de Kara.

5. **Choniostoma Hanseni** G. et B.

Choniostoma mirabile H. J. Hansen, Overs. ov. d. p. Djimphna Togt. ind. Krebsd. 1886, p. 271-278 (*pro parte*).

Choniostoma Hanseni Giard et Bonnier, Note sur l'*Aspidæcia*, etc., Bull. Scient. T. XX, p. 366, 1889.

Parasite d'*Hippolyte polaris* Sabine.

Hab. : Mer de Kara.

III. *ASPIDÆCIA* G. et B.

6. **Aspidæcia Normani** G. et B. (2).

Aspidæcia Normani Giard et Bonnier, Sur un Epicaride parasite d'un Amphipode et sur un Copépode parasite d'un Épicaride, Compt. Rend. Acad. Scien., 29 avril 1889.

Aspidæcia Normani Giard et Bonnier, Note sur l'*Aspidæcia Normani* et la famille de Choniostomatidæ, Bull. Scient. Fr. et Belg., T. XX, 1889, p. 341-372, Pl. X-XI.

Parasite d'*Aspidophryxus Sarsi* G. et B., parasite lui-même d'*Erythrops microphthalma* G. O. Sars.

Hab. : Norwège, Solems-Fjord, près de Floro (Norman).

(1) Comme nous l'avons dit dans notre mémoire sur l'*Aspidæcia*, le *Choniostoma* a été vu, avant Hansen, par Kröyer (Monog. Fremst. af Hagt. Hippolytes Nord, Arter, 1842, p. 264) et Max Weber (Die Isop. gesam. während d. Fahrt. d. Will. Barents, 1884, p. 35) qui n'ont pas reconnu ses véritables affinités.

(2) Rappelons également que G.-O. Sars (Rep. on the Schizopoda Challenger, XIII, App. p. 219, 1885) a signalé en quelques mots, sur un *Erythrops*, un Copépode parasite qui appartient peut-être à notre genre *Aspidæcia*.

II.

Sous-famille HERPYLLOBIINÆ.

I. *HERPYLLOBIUS* STEENSTRUP et LUTKEN.

1. Herpyllobius articus STEENSTRUP et LUTKEN.

Herpyllobius articus, STEENSTRUP et LUTKEN. Bidr. til Kundsk. om det aabne Havs Snyltekrebs..., Kgl. D. Vid. Selsk. Skr. Naturv. Math. Afd. B. V. 1861, p. 426, Tab. XV, fig. 40 *a-d*.

Silenium Polynoes, KROYER. Bidr. til Kundsk. om Snyltekrebsene, Nat. Tidsskr. III R., B. I, p. 403, Tab. XVIII, fig. 6 *a-g*. (1863).

Herpyllobius arcticus, LEVINSEN. Om nogle parasit. Krebsd. Vid Meddel. fra Naturh. Foren. i Kjovenhavn 1877, p. 363, Tab. VI, fig. 12-18.

Herpyllobius arcticus, H.-J. HANSEN. Oversigt over de paa Djimphna-Togtet insambde Krebsdyr. 1886, p. 80 (262), Tab. XXIV, fig. 2.

Parasite sur *Harmothoe imbricata* L. et d'*Eunoe Œrstedi* MGRN. (= *Polynoe scabra* ŒRSTED).

Hab. : Groenland (KRÖYER, STEENSTRUP et LUTKEN, LEVINSEN), mer de Kara (H.-J. HANSEN).

2. Herpyllobius crassirostris M. SARS.

Silenium crassirostris, M. SARS. Nyt magazin for Naturvidenskab. pag. 114-117, Taf. VIII, fig. 10-15, Bd. 17, 1870.

Parasite sur *Evarne impar* JOHNSTON.

Hab. : Norwège (M. SARS).

3. Herpyllobius affinis H.-J. HANSEN.

Herpyllobius affinis, H.-J. HANSEN. Oversigt over de paa Djimphna-Togtet insamlde Krebsdyr, 1886, p. 81 (263), Tab. XXIV, fig. 2.

Parasite sur *Harmothoe badia* THEEL.

Hab. : mer de Kara (HANSEN).

II. *EURYSILENIUM* M. SARS.

4. Eurysilenium truncatum M. SARS.

Eurysilenium truncatum, M. SARS, Nyt. magazin for Naturvidenskab, Bd. 17, 1870.

Parasite sur *Harmothoe imbricata* L.

Hab. Norwège (M. SARS).

5. Eurysilenium oblongum H.-J. HANSEN.

Eurysilenium oblongum H.-J. HANSEN. Oversigt over de paa Djimphna Togtet insamlde Krebsdyr, 1886, p. 82 (264) Tab. XXIV, fig. 4-40.

Parasite sur *Harmothoe badia* THEEL.

Hab. : mer de Kara : (H.-J. HANSEN).

III. *SACCOPSIS* LEVINSEN.

6. Saccopis terebellidis LEVINSEN.

Saccopsis terebellidis LEVINSEN. Om nogle parasit. Krebsd. Vid Meddel. fra Naturh. Foren. i Kjovenhavn, 1877, p. 24 (374), Tab. VI, fig. 21-22.

Herpyllobius arcticus ? STEENSTRUP et LUTKEN (p. parte) l. c. (1861).

Parasite sur *Terebellides Stroemi*, M. SARS.

Hab. : Groenland (LEVINSEN).

IV. *BRADOPHILA* LEVINSEN.

7. Bradophila pygmæa LEVINSEN.

Bradophila pygmæa LEVINSEN. Om nogle parasit. Krebsd. Vid Meddel. fra Naturh. Foren. i Kjobenhavn, 1877, p. 23 (373), fig. xyl. C-E.

Parasite sur *Brada villosa* MALMGREN.

Hab. : Localité inconnue.

V. *TROPHONOPHILA* MAC INTOSH.

8. Trophonophila Bradii M. INTOSH.

Trophonophila Bradii W.-C. MAC INTOSH. Report on the Annelida Polychæta (Scient. Results of H. M. S. Challenger, vol. XII, 1885, p. 368, Pl. XXXVI, A., fig. 4.

Parasite sur la région orale de *Trophonia Wyvillei* M. INTOSH.

Hab. : entre l'Australie et les terres Australes. (Voy. du *Challenger*, station 157 (lat. 53° 55′ S., long. 104° 25′ E., prof. 1950 brasses).

VI. *ŒSTRELLA* MAC INTOSH.

9. Œstrella Levinseni M. INTOSH.

Œstrella Levinseni W.-C. MAC INTOSH. Report on the Annelida Polychæta etc. 1885, p. 477, Pl. XXXIX, A., fig. 11.

Parasite sur *Ehlersiella atlantica* M. INTOSH (Terebellidæ).

Hab. : Atlantique, entre les Bermudes et les Açores. (Voy. du *Challenger*, st. 63, lat. 35° 29′ N., long. 59° 59′ O., prof. 2750 brasses.

VII. *RHIZHORHINA* H.-J. HANSEN.

10. Rhizorhina ampeliscæ H. J. HANSEN.

Rhizorhina ampeliscæ H.-J. HANSEN. Entom. medd. 3 Bd. 5 H. 1892, tab. III.

Parasite d'*Ampelisca lævigata* LILLJEBORG.

Hab. : Côtes de Danemarck et sud de la Norwège (H.-J. HANSEN et G.-O. SARS).

VIII. *SALENSKYA* GIARD ET BONNIER.

11. Salenskya tuberosa GIARD et BONNIER.

Salenskya tuberosa GIARD et BONNIER. Sur deux types nouveaux de Choniostomatidæ des côtes de France.... C.R. de l'Académie des Sciences, 25 septembre 1893.

Parasite d'*Ampelisca spinipes* BOECK.

Hab. : Le Croisic (CHEVREUX).

Paris, 31 Décembre 1894.

BIBLIOGRAPHIE.

61. — STEENSTRUP et LÜTKEN, Bidrag til Kundsk. om det aabne Havs Snyltekrebs. og Lernæer. *Kgl. D. Vid. Selsk. Skr. Natur. math. Afd.* Bd. V, 1861, p. 426. taf. XV, fig. 40, *a-d.*

63. — KRÖYER, Bidr. til. Kundsk. om Snyltekrebsene, *Nat. Tidsskr.* III R., Bd. 2, 1863, p. 75-426. T. XVIII, fig. 6 *(a-g).*

68. — SALENSKY, *Sphæronella Leuckarti* ein neuer Schmarotzer Krebs (*Archiv für Naturgeschichte*), XXXIV Jahrg. 1 Bd., 1868, p. 301-323, Pl. X.

69. — STEENSTRUP, Om *Leistera*, *Silenium* og *Pegesimallus*, tre af Prof. E.-H. KRÖYER opstillede Slægter af Snyltekrebs; p. 179-201, Taf. II. Oversigt over d. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Forhand. 1869.

69-70. — KRÖYER, *Nat. Tidsskr.* III. R., Bd. 6, 1869-70.

69-70. — SCHIŒDTE, *Naturh. Tidsskr.* III R., Bd. 6, 1869-70.

70. — SARS, M., Bidrag til Kundskab om Christianiafjordans Fauna, II, *Nyt. Magazin for Naturvidenskab.* pag. 113-226, Taf VII-XII, Bd. XVII, 1870.

72. — KOSSMANN, R. Beiträge zur Anatomie der schmarotzenden Rankenfüssler (Nachtrag s. 333). *Verhandl. der Phys. Med. Gesellschaft in Würzburg*, N. F. III, 1872, p. 296-335, T. XVIII, fig. 13-14.

75. — CLAUS, Neue Beiträge zur Kenntniss parasitischer Copepoden nebst Bemerkungen uber das System desselben, *Zeits. f. wiss. Zool.*, XXV, pag. 859 358, Taf XXII-XXIV, 1875.

78. — LEVINSEN, G. M. R., Om nogle parasitiske Krebsdyr. der snylte hos Annelider, *Vidensk. Meddel. fra naturhist. Foren. i Kjobenhavn.* 1877-78, p. 353-363, Taf. VI.

79. — HALLER, G. Beiträge zur Kenntniss der Læmodipodes filiformes. *Zeitschrift für Wissensch. Zool.*, XXXIII, Bd., 1879, p. 350-422.

82. — SARS, G.-O., Oversigt of Norges Crustaceer, *Christiania Vidensk. Selsk. Forhandl.*, 1882, N° 18, p. 73.

84. — KOSSMANN, Neueres über Cryptonisciden, *Sitzungsberichte der K. Preussichen Akad. d. Wissensch. zu Berlin*, XXII, 1884.

85. — MAC INTOSH, W. C. Report on the Annelida Polychæta. *Report scientific. Results of H. M. S. Challenger*, vol. XII, 1885, p. 368 et 477, Pl. XXXVI A., fig. 4 et Pl. XXXIX A., fig. 11.

86. — BEDDARD, F.-E. Report on the Isopoda, additional note, *Report scientif. Results of H. M. S. Challenger*, vol. XVII, p. 175.

86. — HANSEN, H.-J., Oversigt over de paa Djimphna-Togtet indsamlede Krebsdyr. *Djimpha Togtets zoologisk-botaniske Udbytte*, p. 261-278. Pl. XXIV. — Voir aussi « Coup d'œil sur la faune de la mer de Kara », résumé de la partie zoologique, p. 511.

87. — GIARD ET BONNIER, Contributions à l'étude des Bopyriens. *Travaux du laboratoire de Wimereux*, T. V., p. 216-224, 1887.

89 [a]. — GIARD ET BONNIER, Sur un Épicaride parasite d'un Amphipode et sur un Copépode parasite d'un Épicaride, *C. R. de l'Académie des Sciences*, 29 avril 1889.

89 [b]. — GIARD ET BONNIER, Sur la morphologie et la position systématique de la famille des Dajidœ, *C. R. de l'Académie des Sciences*, 13 mai 1889.

89 c. — Giard et Bonnier, Sur les Epicarides de la famille des Dajidœ. *Bull. scientif. France et Belgique*, T. XX, 1889, p. 252-292, 9 fig. dans le texte et Pl. VI-VIII.

89 d. — Giard et Bonnier, Note sur l'*Aspidœcia Normani* et la famille des Choniostomatidæ, *Bull. scientif. France et Belgique*, T. XX, 1889, p. 341-372, 4 fig. dans le texte et Pl. X et XI.

92. — Hansen, H.-J. *Rhizorhina ampeliscæ*, n. gen. et nov. sp. En ny til Herpyllobiidœ n. fam. hœrende Copepod snyltende paa *Ampelisca lævigata* Lilljb., *Entom. Medd*, B. B., 5. H. T. III, 1892.

93 a. — Della Valle, A. Gammarini, Monographia, *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 1893, p. 289.

93 b. — Giard et Bonnier. Sur deux types nouveaux de Choniostomatidæ des côtes de France, *Sphæronella microcephala* et *Salenskya tuberosa, C. R. de l'Acad. des Sciences*, 25 sept. 1893.

94. — Stebbing, Th. R. R. The Amphipoda collected during the voyage of the Willem Barents in the Arctic Seas in the Years 1880-84, Bijdragen tot de Dierkunde, uitgegeven door het Koninklijk Zoölogisch genootschap « Natura Artis Magistra » te Amsterdam, afl. 17, 1894, p. 46.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche V.

Fig. 1. — *Podascon Della Vallei*, femelle adulte vue par le côté droit.

(Grossissement : 50).

c, céphalon ; *mxp*, maxillipède ; l^1, première lamelle incubatrice ; *ld*, lamelle incubatrice droite ; *lg*, lamelle incubatrice gauche ; pr^1, premier péreiopode ; pr^5, cinquième péreiopode ; *d*, organe dorsal ; *r*, organe anal ; *pl*, pléopodes.

Fig. 2. — La même, vue par le côté gauche.

Même grossissement et mêmes lettres.

Fig. 3. — L'extrémité postérieure de la même ; la partie dorsale en haut.

Même grossissement et mêmes lettres ; *i*, cavité incubatrice.

Fig. 4. — Femelle jeune, vue par la face ventrale.

Même grossissement et mêmes lettres ; *oa*, ouverture antérieure de la cavité incubatrice ; *op*, son ouverture postérieure.

Fig. 5. — La même, vue de profil.

Même grossissement et mêmes lettres ; pl^5, cinquième péreiopode.

Fig. 6. — *Podascon Chevreuxi ;* le premier et le deuxième péreiopodes de la femelle adulte.

(Grossissement 240).

Fig. 7. — Le troisième et le quatrième péreiopodes de la même.

Même grossissement.

Planche VI.

Fig. 8. — *Podascon Della Vallei;* partie céphalique vue par la face antérieure.

(Grossissement: 90).

c, céphalon; *mxp*, maxillipède; *pr*[1], premier péreiopode; *ls*, première lamelle incubatrice; *ld* et *lg*, lamelles incubatrices gauche et droite; *oa*, ouverture antérieure de la cavité incubatrice.

Fig. 9. — La même partie vue de l'intérieur de la cavité incubatrice, les deux lamelles incubatrices rejetées à droite et à gauche.

Même grossissement et mêmes lettres; *s*, limites des deux premiers somites thoraciques.

Fig. 10. — L'ouverture postérieure de la cavité incubatrice dans le même individu.

Même grossissement et mêmes lettres; *op*, ouverture postérieure de la chambre incubatrice; VI et VII, bords libres des 6e et 7e somites thoraciques.

Fig. 11. — La même ouverture vue par la face interne, côté de la chambre incubatrice.

Grossissement: 240; mêmes lettres.

Fig. 12. — Organe dorsal du même individu.

(Grossissement: 90).

a, partie antérieure; *p*, partie postérieure; *m*, masse centrale.

Fig. 13. — *Podascon Chevreuxi;* embryon: première phase libre.

(Grossissement: 240).

c, céphalon; *r*, rostre; *an*[1], antennule; *an*[2], antenne; *pr*[1], premier péreiopode; *pr*[6], sixième péreiopode; *bv*, bosse ventrale; *ur*, uropode; *ta*, tube anal.

Fig. 14. — Premier péreiopode du même embryon.

(Grossissement 585).

Fig. 15. — Sixième péreiopode du même embryon.

(Même grossissement).

Fig. 16. — Extrémité postérieure du même embryon vue par la face dorsale.

(Même grossissement).

Mêmes lettres qu'à la fig. 13 ; pl^5, cinquième pléopode.

Planche VII.

Fig. 17. — *Clypeoniscus Hanseni*, femelle adulte avec la cavité incubatrice complètement vide d'œufs.

(Grossissement : 30).

b, bosses antérieures de la cavité incubatrice ; *o*, ouverture de la cavité incubatrice ; *r*, repli interne des bords de l'ouverture ; *d*, organe dorsal vu par transparence.

Fig. 18. — Femelle jeune vue par la face ventrale.

(Grossissement : 16)

c, tête ; pr^1, premier péreiopode ; pr^2, deuxième péreiopode ; *b*, bosse antérieure de la cavité incubatrice ; *l*, bosses latérales.

Fig. 19. — Même individu vu par la face dorsale.

(Même grossissement).

b, bosse antérieure ; *l*, bosse latérale ; *t*, terga des somites thoraciques ; *pl*, somites du pléon ; *p*, extrémité caudale du pléon ; *v*, surface ventrale.

Fig. 20. — *Clypeoniscus Meinerti*, femelle adulte vue par la face dorsale dans sa position normale sur son hôte, c'est-à-dire l'extrémité céphalique tournée vers le bas.

(Gross. 16). La cavité incubatrice est remplie d'embryons visibles par transparence.
d, organe dorsal.

Fig. 21. — La même femelle, vue par la face ventrale.

r, replis marginaux des lamelles incubatrices fermant la cavité sur la ligne médiane de la face ventrale ; *E*, embryon d'*Edotia nodulosa* Kröyer fixé sur l'Épicaride, tel qu'il a été trouvé en ouvrant la cavité incubatrice de l'hôte.

Planche VIII.

Fig. 22. — *Clypeoniscus Hanseni*, extrémité céphalique de la femelle jeune figurée à la planche VII, fig. 18, et vue par la face antérieure.

(Grossissement : 50).

c, cephalon ; *an*[1], antennule ; *an*[2], antenne ; *b*, bouche ; *pt*[1], premier péreiopode ; *pt*[2], deuxième péreiopode ; *h*, cellules hépatiques (?)

Fig. 23. — Cephalon et premier somite thoracique du même individu vu par la face ventrale.

(Grossissement : 240).

an[1], antennule ; *an*[2], antenne ; *s*, lèvre supérieure ; *i*, lèvre inférieure ; *md*, mandibule ; *pt*[1], premier péreiopode gauche ; *a*, cavité d'articulation du premier péreiopode droit.

Fig. 24. — *Clypeoniscus Meinerti*, femelle à un stade intermédiaire entre ceux figurés, fig. 18 et 20, planche VII.

(Grossissement : 90).

Céphalon et premiers segments thoraciques vus par la face ventrale.

c, céphalon ; *an*[1], antennule ; *an*[2], antenne ; *b*, bouche ; *st*, œsophage ; *pt*[1], *pt*[2], péreiopodes des deux premières paires ; *e*, épaississements chitineux régulièrement disposés, dernière trace des séparations des somites.

Fig. 25. — *Clypeoniscus Hanseni*, ouverture de la cavité incubatrice de la femelle mûre.

(Grossissement : 30.)

b, bosses antérieures et postérieures ; *r*, replis marginaux des lamelles incubatrices.

Fig. 26. — *Clypeoniscus Meinerti*, mode de fermeture des lames incubatrices par les replis marginaux chez la femelle mûre.

(Grossissement 50) ; vue par la face externe.

l[1], première lamelle simple ; *l*[2], *l*[3], lamelles suivantes à replis chevauchant l'un sur l'autre quand la cavité incubatrice est fermée ; *e*[d], repli externe droit ; *e*[g], repli externe gauche ; *i*[d], repli interne droit ; *i*[g], repli interne gauche.

Fig. 27. — Les mêmes parties vues par la face interne.

(L'observateur étant supposé dans l'intérieur de la cavité incubatrice. Même gross. et mêmes lettres).

Planche IX.

Fig. 28. — *Clypeoniscus Hanseni*, mâle cryptoniscien.
(Grossissement : 240).

an[1], antennule ; *an*[2], antenne ; *r*, rostre ; *ep*, épaulette coxale ; *pr*[1], deuxième péreiopode ; *pr*[7], septième péreiopode ; *pl*[1], *pl*[5], premier et cinquième pléopodes ; *ur*, uropode.

Planche X.

Fig. 29. — *Clypeoniscus Meinerti*, embryon au premier stade vu par la face ventrale.
(Grossissement : 420).

an[1], antennule ; *an*[2], antenne ; *pr*[1], premier péreiopode ; *pr*[6], sixième péreiopode ; *pl*, pléopode ; *ur*, uropode ; *cl*, bouclier abdominal ; *ta*, tube anal.

Fig. 30. — Le même embryon vu de profil.
(Grossissement : 240).

Mêmes lettres qu'à la fig. 29 ; *r*, rostre.

Fig. 31. — Le même embryon recourbé sur lui-même, dans sa position naturelle.

(Grossissement : 240).
Mêmes lettres.

Fig. 32. — Cinquième péreiopode de l'embryon.

(Grossissement : 580).

Fig. 33. — Sixième péreiopode.

(Grossissement : 580).

Fig 34. — Extrémité postérieure de l'embryon vue par la face dorsale.

(Grossissement : 580).

pl^4, *pl*^{5}, quatriéme et cinquième péreiopodes ; *t*, telson ; *ta*, tube anal.

Planche XI.

Fig. 35. — *Haploops tubicola* Lilljeborg femelle, avec ses parasites *in situ* (Les péreiopodes gauches de l'Amphipode sont seuls figurés et on a enlevé les plaques coxales, les branchies et les lames incubatrices des troisième et quatrième somites thoraciques pour laisser voir les deux Epicarides. Le pléon est enlevé.

A, *Podascon haploopis*, dans sa position normale sur l'Amphipode ; B, *Gnomoniscus podasconis* parasite du *Podascon*, dans sa position normale entre le *Podascon* et l'*Haploops* ; *br*, branchie ; *o*, oostégite.

Fig. 36. — *Gnomoniscus podasconis*, parasite du *Podascon haploopis.*

(Grossissement : 30).

d, organe dorsal ; *a*, ouverture antérieure de la cavité incubatrice remplie par les embryons *e*.

Fig. 37. — Extrémité antérieure de *Gnomoniscus podasconis,* vue par la face externe.

(Grossissement : 240).

c, céphalon ; *an*^{1}, antennule ; *an*^{2}, antenne ; *r*, rostre ; *o*, ouverture de la cavité incubatrice ; *l*, lamelles formant l'ouverture de la cavité incubatrice ; *p*, prolongements alternes fermant la partie postérieure de l'ouverture de la cavité incubatrice.

Fig. 38. — La même partie qu'à la fig. précédente, mais vue par la face interne (l'observateur est supposé dans la cavité incubatrice).

Mêmes lettres et même grossissement.

Fig. 39. — Embryon du *Gnomoniscus* vu par la face dorsale.

(Grossissement : 240).

an^2, antenne ; *p*, propodites des péreiopodes ; *i*, intestin ; *e*, reste de l'endoderme ; *u*, uropode ; *t*, tube anal.

Planche XII.

Fig. 40. — *Sphæronella microcephala,* parasite de l'*Ampelisca tenuicornis* LILLJEBORG dans sa position naturelle sur l'Amphipode.

(Grossissement : 10).

S, *Sphæronella* avec ses paquets d'œufs pondus (*œ*), maintenus par les oostégites (*o*) et les branchies (*b*) de l'Amphipode qui est vu par la face ventrale.

Fig. 41. — *Sphæronella* retirée de la cavité incubatrice de son hôte.

(Grossissement : 30).

c, tête ; *œ*, coque ovigère ne contenant encore chacune qu'un seul œuf. Sous l'action de l'alcool, la carapace chitineuse qui forme l'enveloppe externe du corps, s'est irrégulièrement détachée de la masse viscérale et ovarienne.

Fig. 42. — Autre exemplaire, plus fortement grossi et laissant voir par compression les différents organes.

(Grossissement : 50).

c, tête ; *gl*, glandes jaunâtres ; *ov*, masse centrale de l'ovaire ; *od*, oviducte rempli d'œufs ovariens prêts à être pondus ; *rs*, receptacula seminis ; *g*, plaque génitale.

Fig. 43. — Tête de la même, vue par la face ventrale.

(Grossissement : 580).

an, antenne ; *b*, ventouse buccale dans laquelle on aperçoit l'extrémité des mandibules *m* ; *mi*, maxillipède interne ; *me*, maxillipède externe.

Fig. 44. — Plaque génitale de la même.

(Grossissement : 90).

c, arc chitineux épais circonscrivant la plaque génitale ; *o*, ouvertures génitales ; *ec*, espace cerdiforme avec trois vésicules granuleuses ; *ov*, oviducte rempli d'œufs prêts à être pondus ; *rs*, receptacula seminis ; *gc*, glande collétérique débouchant à l'extérieur par les ouvertures chitineuses *a* ; *ch*, cellules de l'hypoderme ; *m*, muscles.

Fig. 45. —L'œuf du *Sphæronella microcephala* avant la segmentation.

Fig. 46. — Embryon segmenté à cellules exodermiques offrant les mêmes caractères que celles de l'adulte.

Fig. 47. — Embryon à la fin de l'épibolie avec les grosses sphères réfringentes centrales.

Planche XIII.

Fig. 48. — *Salenskya tuberosa.*

(Grossissement : 30).

c, point de fixation du parasite ; *œ*, fragment de coque ovigère encore rempli d'œufs ; ♂, trois mâles fixés près des ouvertures génitales de la femelle.

Fig. 49. — Point d'attache du parasite.

(Grossissement : 580).

b, tubercule chitineux aplati en bouton et pénétrant dans la carapace de l'hôte ; *c*, cercle chitineux entourant l'ouverture double par où sortent les racines du parasite ; *cu*, cuticule.

Fig. 50. — Une des deux ouvertures génitales de la femelle.

(Grossissement : 580).

c, rebord chitineux entourant l'ouverture génitale ; *p*, pore de fécondation ; *m*, membrane fermant l'ouverture génitale ; *a*, partie chitineuse de la membrane qui, en s'appliquant sur la saillie correspondante du pourtour de l'ouverture, la ferme complètement ; *ov*, oviducte ; *mu*, muscles.

Fig. 51. — Mâle progénétique vu par la face dorsale.

(Grossissement) :

an^1, antennule ; *p*, poil sensoriel ; *mi*, maxillipède interne ; *me*, maxillipède externe ; *pt*^{1}, *pt*^{2}, première et deuxième pattes thoraciques ; *ab*, abdomen ; *f*, furca ; *s*, sac spermatique.

Fig. 52. — Le même, vu par la face ventrale.

Mêmes lettres ; *an*^{2}, antenne ; *o*, ouverture double des sacs spermatiques ; *b*, ventouse buccale ; *md*, mandibule ; *t*, tubercule ventral du céphalothorax.

DESTRUCTION DU HANNETON ET DE SA LARVE PAR L'*ISARIA DENSA*,

PAR

LE MOULT,

Président du Syndicat de Gorron (Mayenne).

Nous avons pu faire cette année deux observations assez intéressantes sur les cultures artificielles que nous préparons dans notre laboratoire.

La première se rapporte à la forme agrégée de l'*Isaria*, que nous avons obtenue assez fréquemment et d'une façon toute naturelle dans nos tubes de culture, dont des spécimens, comportant la forme agrégée, ont été adressés à M. Giard le 28 Juillet dernier.

Or, il paraît que M. Danysz a obtenu la même forme et comme nous par hasard, mais alors c'était après avoir cautérisé les parties envahies par le *Penicillum glaucum*.

Au point de vue pratique, cette observation de la forme agrégée n'a, pensons-nous, aucune importance ; il n'en est pas de même de la suivante.

En août 1891, le Syndicat de Gorron nous demanda de préparer 700 tubes de culture pour être distribués à ses adhérents. Bien que la

livraison fut gratuite, un assez grand nombre de ceux-ci négligèrent de prendre leurs tubes, qui restèrent jusqu'en Juillet dernier dans la cave du Secrétaire du Syndicat.

Notre conviction était que ces cultures devaient avoir perdu sinon la totalité, du moins la plus grande partie de leur pouvoir germinatif et nous fîmes vider les tubes pour que leur contenu fût jeté sur un champ du Syndicat, mais sans avoir grand espoir de réussite.

Toutefois, désirant être complètement édifié sur la valeur de cette culture, nous en réservâmes une petite partie à l'aide de laquelle nous ensemençâmes quelques tubes. Avec la même culture nous fîmes également procéder à la contamination d'une douzaine de larves que nous avions pu recueillir.

A notre grande surprise, les cultures faites à l'aide de ces vieux tubes réussirent parfaitement et les vers, de leur côté, furent tous momifiés et cela sans aucune exception, ce qui ne se produit généralement pas.

Donc, non seulement ces cultures de trois ans n'avaient rien perdu de leur pouvoir germinatif, mais il semblerait même que leur virulence se soit accrue avec l'âge. Nous n'avons malheureusement pas gardé le moindre tube de ces vieilles cultures ; notre observation, par suite, s'arrête forcément à cette limite de trois années.

Il importe de noter que ce sont en grande partie ces vieilles cultures qui ont été employées chez M. Desvalettes et ont produit les bons résultats qu'il annonce dans sa lettre annexée au présent rapport.

Expériences sur le terrain.

Année 1893.

Aucune année ne pouvait être plus défavorable à l'emploi du champignon parasite du ver blanc. De même que cela s'est produit pour certains engrais, la culture artificielle de l'*Isaria densa* ne pouvait être bien efficace par une sécheresse aussi extraordinairement prolongée que celle de l'été 1893. Si la chaleur est indispensable au développement de la plupart des cryptogames, l'humidité ne l'est pas moins. Or, cette humidité a fait totalement défaut du commencement de mars à la fin de septembre.

Toutes les expériences que nous avons faites à Domfront principalement, en Mars, Avril et Mai, étaient condamnées à un échec certain, du moins dans les terrains naturellement secs, car dans les terrains frais, le succès a été plus complet que nous n'eussions osé l'espérer. Ci-après nous faisons connaître un certain nombre de nos expériences avec les résultats obtenus.

Propriétés de M. Cristophle,

gouverneur du Crédit foncier de France, député.

Fermes de la Foucaudière ..... 2 fermiers.
Fermes de Haut-Collière..... 1 fermier.
Fermes de Collière..... 1 fermier.

Chez ces quatre fermiers nous avons traité en tout sept parcelles de terre, sur lesquelles il a été employé 10 kilos 1/2 de culture artificielle sortant de notre laboratoire. Les vers blancs y abondaient; ces terrains situés sur un point élevé sont très secs : les récoltes ont été ravagées et au dire des fermiers le parasite n'aurait produit qu'un faible effet. Le cas était prévu et nous ne pouvions que regretter que la sécheresse eût ainsi contrarié nos expériences. Toutefois, nous avons tenu à nous assurer de l'effet réellement produit, et en octobre nous nous sommes transporté à la Foucaudière où les dégâts, au dire d'un des fermiers, avaient été très sensibles.

Le sieur Deséchallier a bêché devant nous une assez grande surface où il s'attendait à découvrir de nombreux vers blancs. Or, ceux-ci sont restés presque introuvables ; par contre, on trouvait un certain nombre de momies, puis aussi un assez grand nombre de larves plus petites : celles de l'insecte appelé « *Barblotte* ou *farflotte* dans le pays : c'est le hanneton à corselet vert *(Phyllopertha horticola)* sur lequel l'*Isaria densa* ne paraît pas avoir grande action.

La présence des momies dans ce champ où il n'y en avait pas en mars précédent, prouve que le champignon avait commencé d'agir. On avait déjà trouvé de ces momies en fin d'avril, en plantant les pommes de terre; sans la sécheresse il est probable que tous les vers eussent été atteints. D'ailleurs, nous le répétons, les vers blancs

étaient peu nombreux en octobre et les dégâts constatés étaient plutôt dus aux larves de *Phyllopertha horticola.*

Nous n'avons malheureusement pas pu, faute de temps, faire les mêmes observations sur les trois autres terres de M. CHRISTOPHLE. Un seul fermier, le sieur CHEVALLIER, de la Foucaudière également, nous a donné quelques renseignements sur les expériences faites chez lui.

Le 15 mars nous avions répandu un kilo de culture sur un champ que l'on ensemençait en avoine; les vers ne paraissaient pas aussi nombreux que dans le champ dont il est question ci-dessus. Ce champ ayant reçu du trèfle en même temps que l'avoine, n'a pas été labouré en Novembre 1893. Dès lors il n'a pas été facile de constater l'effet du parasite. Par suite de la grande sécheresse le trèfle a certainement beaucoup souffert, peut-être a-t-il aussi souffert des vers blancs, mais il est difficile de dire si c'est à l'une de ces causes plutôt qu'à l'autre que doit être attribué l'état constaté sur ce trèfle.

Mais le champ contigu, labouré également à cette époque et ensemencé plus tard en sarrazin, semble avoir profité de l'opération faite sur le champ d'avoine, car le fermier nous a assuré avoir remarqué après la charrue un nombre considérable de momies.

Propriétés de M. Blanchetière, ancien maire de Domfront.

1° *Jardin en ville.* Le potager se compose de deux jardins étagés. La partie inférieure, la plus considérable a été ensemencé de *Botrytis* fourni en 1892 (cultures en tubes). Ce jardin n'a pas souffert des mans; les laitues elles-mêmes, généralement exposées aux ravages de ces insectes, n'ont pas été coupées.

On avait négligé de traiter le potager supérieur où existe un plant d'asperges; les griffes ont été entièrement ravagées par les mans; le jardinier en faisant le binage de la plantation en a tué une quantité relativement considérable.

2° *Pépinière du chalet* (4 ares environ). Cette pépinière a été ensemencée de *Botrytis* (cultures en tubes) avec beaucoup de soin; elle s'est conservée en bon état toute l'année. Vers le 15 août les feuilles jaunirent cependant par place très rapidement et l'on crut la pépinière ravagée par les vers blancs. Des fouilles furent faites à une

grande profondeur; il fut impossible de trouver un seul ver blanc. Pour nous, le jaunissement des feuilles était dû uniquement à la sécheresse exceptionnelle de l'année.

Toutefois, comme il n'était pas certain que cette pépinière fut atteinte par les vers blancs avant le traitement, le *Botrytis* a été employé à titre purement préventif, et on ne peut assurer qu'il ait exercé son action dans ce terrain.

3° *Ferme de la Gonetière. — Plant de pommes de terre* (20 ares). Les cultures confiées à ce terrain souffraient généralement beaucoup des ravages des vers blancs. On procéda au traitement de ce champ par le parasite, presque aussitôt après l'ensemencement des pommes de terre précoces. En Juillet on a arraché les pommes de terre; tous les tubercules étaient en bon état; on n'a pas trouvé 10 mans vivants.

Il est bon de noter que dans le champ voisin, non traité, les pommes de terre ont beaucoup souffert des ravages des vers blancs.

4° *Ferme de la Gonetière. — Champ d'avoine* (1 hect. 1/2). La moitié de ce champ a été traitée; les dégâts y ont été insignifiants. La partie du bas laissée en jachère et non traitée, a été au contraire très éprouvée.

5° *Ferme de l'Imbergère-en-St-Bomer.* — Là les résultats sont nuls; nous n'en connaissons pas la cause.

Pour ces cinq expériences, le rapport de M. Chevalier, attaché au musée botanique de Caen, a été joint à notre rapport annuel.

Propriétés de M. Prodhomme, ancien maire de St-Front, près Domfront. — L'expérience faite chez M. Prodhomme est celle qui nous a donné la plus belle réussite.

Le champ traité est d'une superficie de 2 hectares. En 1893, il a reçu diverses cultures, savoir : sarrazin, betteraves, carottes, pommes de terre, orge et trèfle, sarrazin de coupage.

Au dire du propriétaire lui-même, les vers blancs y étaient excessivement nombreux ; nous l'avons remarqué nous-même, mais n'avons constaté nulle trace de maladie chez ces larves.

En Avril nous avons répandu nous-même la culture du parasite dans une bande plantée en pommes de terre, et plus tard nous

avons remis au propriétaire, une nouvelle quantité de culture pour être employée dans les autres parties du champ.

Dans ce terrain le succès a été complet, et cela malgré l'époque tardive de l'emploi et aussi malgré la sécheresse. Toutes les cultures ont été épargnées ; à peine a-t-on trouvé quelques pommes de terre faiblement attaquées.

Les momies y étaient tellement nombreuses que c'est à ce propriétaire principalement que nous nous sommes adressé depuis notre retour à Gorron toutes les fois qu'il nous en fallait pour la préparation de nos cultures. Indépendamment des nombreuses momies intactes on a aussi trouvé, au moment des labours, un certain nombre de momies déjà dissociées, réduites en une poudre, assez semblable à de la chaux. (*Lettre de M.* PRODHOMME *annexée à notre rapport annuel.*

Propriétés de MM. Hamard père et fils. (Commune de Céaucé). — *1° Ferme de la Chaponnière en Céaucé,* à M. HAMARD père, 1er adjoint au Maire.

Une première expérience avait déjà été faite sur cette ferme en 1892, mais à une époque un peu tardive (fin Octobre). Malgré cela, au labour d'été, le propriétaire constata la disparition des 4/5 des larves.

Même observation avait été faite d'ailleurs, chez M. GENESLAY, conseiller municipal de Céaucé, demeurant au Grand Auverney.

En juillet 1893, une nouvelle expérience fut faite chez M. HAMARD père, dans une autre parcelle très ravagée. Au labour d'automne nous pûmes y ramasser nous-même 170 larves momifiées sur 10 ares, soit une proportion de 1700 à l'hectare.

Le labour en a à peine amené le 1/4 et ce champ, d'une superficie d'un hectare, contenait certainement 6 à 7000 momies. Les vers vivants y étaient très rares et n'ont pas dû tarder à succomber à leur tour.

Comme M. PRODHOMME, ce propriétaire nous a fourni par la suite, et cela assez souvent, les momies que nous lui demandions pour nos travaux de laboratoire.

M. Hamard a fait profiter ses voisins de sa bonne fortune. Dans plusieurs champs très ravagés il a créé de nombreux foyers d'infection qui ont, paraît-il, donné de très bons résultats.

2° Ferme de la Tafolière à M. Hamard fils. — Il résulte de la déclaration de M. Hamard fils, que chez lui les résultats obtenus sont au moins aussi satisfaisants que chez son père. Aux labours les momies y étaient très nombreuses.

(Attestations de MM. Hamard *père et fils annexées à notre rapport annuel).*

Année 1894.

Nous avions formé le projet de traiter par l'*Isaria densa* tous les terrains dépendant du Syndicat de Gorron où des dégâts sérieux auraient été constatés, mais pour cela il nous fallait des ressources qui nous ont absolument fait défaut.

Les expériences ont donc été beaucoup moins nombreuses que nous le désirions. D'autre part, deux accidents survenus dans notre laboratoire, en Mars et Avril, ont causé la destruction de plusieurs centaines de kilogrammes de cultures, préparées exclusivement à nos frais et que nous destinions aux expériences du Syndicat. C'était là non seulement une grande perte d'argent mais aussi une perte de temps.

Le Syndicat de Gorron a pu mettre à notre disposition une somme de deux cents francs : ce n'était qu'une faible partie de la somme qui nous était nécessaire ; nous l'avons complétée à l'aide de nos ressources personnelles et en travaillant sans arrêt pendant deux mois au moins, nous avons réussi à préparer une assez grande quantité de culture pour pouvoir procéder à de nombreuses expériences qui, d'ailleurs, ont donné les plus beaux résultats, récompensant ainsi nos efforts et nous dédommageant, moralement, du moins, de la grosse perte matérielle que nous avions subie.

Voici d'ailleurs ce que les propriétaires eux-mêmes nous font savoir à ce sujet.

Propriétés de Mme Garnier Martial et de M. Garnier Marcel son fils. — M. GARNIER et sa mère sont deux des principaux propriétaires du canton de Gorron où ils possèdent une dizaine de fermes. Sur la plupart de ces fermes, M. GARNIER a employé nos cultures et en a obtenu les meilleurs résultats. La lettre qu'il nous a écrite à ce sujet ne se rapporte cependant qu'à deux de ses fermes ; il n'a pas encore, dit-il, les résultats de ses autres terres, mais nous les fera connaître ultérieurement. En attendant, en voici deux qui méritent d'être cités.

1° Ferme de Gué (Commune de Brécé). — Le champ choisi pour l'expérience était, paraît-il, tellement rempli de vers blancs que le fermier ne comptait sur aucune récolte et qu'il ensemençait presque uniquement pour ne pas laisser la terre inculte.

Ce champ a été traité par de la culture sortant de notre laboratoire et a reçu une semence de sarrazin qui a produit, contre toute attente, une récolte aussi bonne que possible. Au moment des derniers labours d'automne, le fermier n'a plus trouvé dans ce champ de vers vivants ; tous étaient momifiés et présentaient, selon son expression, l'aspect de mans enfarinés. De belles ramifications d'un, deux et même plusieurs centimètres, partant de ces momies s'étendaient, dans le sol en tous sens. Le champ, après le passage de la charrue, avait l'aspect d'un terrain couvert de parcelles de chaux.

2° Ferme de la Fontaine (Commune de St-Aubin fosse Louvain). — Un champ très ravagé par les vers blancs et également destiné à être ensemencé en sarrazin, a préalablement été traité, en partie, par le parasite. La partie non traitée a donné un rendement très médiocre ; très peu de grain, une paille petite, maigre et rare qu'on arrachait au moindre effort, les racines étant mangées.

Dans l'autre partie, au contraire, la récolte en grain et en paille a été normale et aussi complète que possible. *(Lettre de M.* GARNIER *annexée à notre rapport annuel).*

Propriétés de Mme Vve Moreau et fils, Marchands de grains à Gorron. — 1° Dans un champ dont le propriétaire a fait une luzernière, les vers blancs étaient toujours très abondants et y causaient de très grands ravages.

Ce champ a été traité en 1892, et depuis ce temps la luzernière est très belle.

2° Dans un autre champ également très ravagé, on a semé cette année des carottes, betteraves, rutabagas, etc., et on l'a traité par le parasite ; les dégâts ont été insignifiants. Au labour on trouvait un grand nombre de momies.

A l'extrémité du même champ on avait planté des pommes de terre sans y mettre de la culture d'*Isaria densa*. Là les ravages ont été sensibles. Cependant, au moment du labour on commençait à trouver des vers momifiés ; la maladie avait donc réussi à s'étendre sur la partie voisine de celle qui avait été traitée.

3° Dans la prairie du Saut-au-Loup, où, en 1888, nous avions fait ramasser 2000 kilos de vers blancs, sur 4 hectares, le parasite a été également employé et la récolte a été très belle cette année ; on n'y a remarqué aucune trace de ravages.

(Lettre de M. Clément Moreau *jointe à notre rapport annuel).*

Propriétés de M. Le Marchant, Président du Conseil d'Arrondissement de Mayenne. — M. Le Marchant est aussi l'un des principaux propriétaires du pays et possède une quinzaine de fermes autour de Gorron, mais deux seulement ont été traitées en 1894, ce sont celles de la Rousselière et de la Gauberdière-en-Colombiers.

Ferme de la Rousselière. — Par suite d'un malentendu, un champ qui devait être ensemencé en sarrazin ne reçut que la dixième partie de la culture parasite nécessaire à son étendue. Pourtant cette récolte a été sauvée et n'a pas souffert des vers blancs. Le sarrazin était magnifique, de paille très haute et a rendu 25 hectolitres à l'hectare. Au labour, sur deux ares on n'a trouvé que 4 vers blancs, soit un par cinquante mètres carrés, ce qui est insignifiant.

2° Un champ de trèfle a reçu de la culture artificielle en quantité suffisante (environ 2 kilos à l'hectare). Ce champ était très ravagé ; sur des surfaces assez grandes on ne remarquait aucune trace de végétation. Les bestiaux ayant été laissés continuellement dans ce

champ il n'a pas été possible de constater l'effet produit ; il faudra pour cela attendre le printemps.

Ferme de la Gauberdière. — 1° Dans un champ ensemencé en avoine et trèfle, on a enfoui une assez grande quantité de culture artificielle. Les morceaux, du poids d'un gramme environ, étaient enfouis à 10 centimètres de profondeur dans des trous espacés de 3 mètres en tous sens.

On n'a remarqué dans ce champ aucune trace de ravages. Les vers blancs y étaient cependant assez abondants avant le traitement.

2° Dans un autre champ situé près le bourg de Colombiers et sur le bord du nouveau chemin d'Ernée, nous avons fait enfouir, en 1893, une petite quantité de culture artificielle. Ce champ qui était ensemencé cette année en sarrazin, a subi quelques dégâts ; cependant aux labours, dans les premiers jours de Novembre, nous avons remarqué que les momies étaient très abondantes. Dans une dizaine de sillons, M. Le Marchant en a ramassé plusieurs centaines qui ont été transportées sur d'autres propriétés qu'il possède dans la commune de St Georges Buttavent. (*Lettre de* M. Le Marchant *annexée à notre rapport annuel*).

Propriété de M. Caillère. — Un champ situé sur le bord de la vieille route de Colombiers a reçu 3 kilos de culture artificielle. Les vers blancs y étaient excessivement abondants et cependant la récolte en orge a été très bonne. Le trèfle y est magnifique, tandis qu'une luzernière et un champ de foin artificiel, tous deux contigus ont eu leurs récoltes complètement détruites.

(*Attestation du propriétaire annexée à notre rapport annuel*).

Propriétés de M. Victor Desvalettes. Métairie de la Porte, (en Hercé). — 1° La première expérience a été faite en 1892. A l'aide des 21 tubes fournis par le Syndicat, M. Desvalettes a fait traiter une prairie où les vers blancs étaient très nombreux et leurs ravages très sensibles. Or, depuis cette époque, la prairie traitée est restée indemne, on y a d'ailleurs trouvé de nombreuses momies quelques mois après le traitement.

2° Le champ contigu, préparé pour de l'avoine, a été traité en 1893 avec le même succès.

3° Le 29 mai 1894, M. Desvalettes nous fit prévenir que son métayer allait labourer un champ voisin des deux parcelles ci-dessus et qu'il désirait nous voir répandre de la culture d'*Isaria densa* dans ce champ où les turcs étaient excessivement nombreux, ce que nous pûmes constater d'ailleurs, en suivant la charrue. Mais nous constatâmes en même temps autre chose : c'est que la maladie commençait à gagner ce champ qui profitait ainsi du voisinage des deux parcelles traitées. Dans chaque sillon on trouvait quelques momies intactes et même quelques-unes déjà dissociées. Mais ces momies étaient encore en trop petit nombre pour que l'on pût compter sur un développement rapide de l'épidémie. Aussi n'avons-nous pas hésité, afin d'aider l'action de la nature, à répandre la culture d'*Isaria densa* que nous avions apportée avec nous, ainsi que des cultures de *Sporotrichum globuliferum* et d'*Isaria destructor;* ces dernières devant surtout servir à contaminer les larves de *Phyllopertha horticola* sur lesquelles nous avons quelquefois trouvé l'*Isaria destructor* en parasite.

Ce champ qui avait été ensemencé en sarrazin a donné une belle récolte (86 hectolitres pour 2 hectares 80, soit plus de 30 hectolitres à l'hectare). Au labour, on trouvait de nombreuses momies et nous y avons également trouvé des larves de *Phyllopertha horticola* attaquées par l'*Isaria destructor*.

Une partie de ce champ, la plus rapprochée de la ferme et par suite la plus éloignée des parcelles traitées en 1892 et 1893, n'avait pas reçu de culture artificielle. Là les pommes de terre ont été mangées et le métayer a dû les remplacer par des betteraves. Celles-ci n'ont pas souffert mais nous devons dire, pour expliquer ce fait, qu'au moment des labours on ne trouvait plus, dans cette partie du champ que des vers momifiés ; la maladie avait donc gagné même la partie non traitée, pas assez vite pour protéger les pommes de terre, mais assez, toutefois, pour sauver les betteraves.

Si donc, là comme dans l'autre partie, nous avions semé de la culture artificielle le 29 mai, les pommes de terre auraient pu être sauvées comme l'ont été les betteraves.

4° Une prairie située sur le côté droit de la route de Vieuvy a reçu le 1er juin une certaine quantité de culture. De grandes plaques

jaunes indiquaient les ravages des vers blancs, l'herbe s'arrachait d'ailleurs facilement à la main. Quelque temps après le traitement, la prairie reverdissait ; le parasite a donc fait son effet. (M. DESVALETTES a oublié de faire mention de cette expérience dans l'attestation qu'il nous a adressée).

5° Un champ de trèfle très ravagé a reçu de la culture artificielle le 1er juin. Les plaques jaunes ont disparu ; le trèfle et l'herbe ont repoussé. Mais il nous faut attendre le labour pour constater la présence des momies.

6° Ferme de la Chapelle-au-Grain. M. DESVALETTES a traité par notre champignon un champ très ravagé qu'il possède dans une de ses fermes de la commune de St-Georges-Bultavent. Or au labour, les momies se trouvaient, paraît-il, dans la proportion de 50 %. Il est certain qu'au printemps les larves actuellement vivantes seront rapidement détruites (cette expérience a été également oubliée par M. DESVALETTES dans la lettre qu'il nous a adressée).

Propriétés de M. Bansaye, Maire de Vieuvy. — 1° Une prairie très ravagée a reçu de la culture en fin Mai. — Au mois d'Août, le propriétaire a constaté que cette prairie reprenait sa couleur naturelle, la parasite avait donc fait son effet.

2° Un champ labouré pour le sarrazin a été traité à la même époque ; la récolte y a été bonne et on n'a pas constaté qu'elle eût le moindrement souffert des ravages des vers blancs.

(Attestation jointe à notre rapport annuel).

Terres du Verger en Gorron. — Il n'est peut-être pas de terrain, dans le canton de Gorron, ni même dans les environs, que nous ayons le plus observé, sur lequel nous ayons fait de plus nombreuses expériences. Et pourtant c'est celui qui, en apparence, du moins, nous a donné le résultat le moins concluant, mais il y a à cela une explication que nous donnerons bientôt. Avant cela il nous paraît utile de donner le détail desdites expériences.

Propriété de M. Recton. — En septembre 1891 nous ne possédions qu'une quantité assez minime de culture artificielle ;

nous n'avions guère commencé qu'en Juin, à cultiver dans des tubes, ce champignon que nous avions eu la bonne fortune de découvrir quelques mois auparavant.

Les terres du Verger très ravagées nous furent signalées et nous y fîmes notamment deux expériences en 1891 (et plusieurs autres en 1894).

1° Une prairie située à 50 mètres de l'origine du chemin de Gorron à Colombiers et bordant le côté droit de ce chemin était très ravagée ; nous y créâmes environ 50 foyers d'infection. Les vers blancs y étaient tellement nombreux que l'herbe s'arrachait à poignée ; là le succès fut complet et la prairie reverdit reprenant son aspect naturel.

Toutefois, depuis, on y a remarqué quelques taches au sujet desquelles nous n'avons pu trouver aucune explication. Après la destruction des vers blancs qui s'y trouvaient et jusqu'à l'apparition de la nouvelle génération de vers blancs, les spores se trouvant dans un terrain trop humide ont-elles germé et péri faute d'aliment ? Nous ne saurions le dire. En tout cas nous pouvons affirmer que les taches remarquées cette année sont peu nombreuses.

2° Un champ situé à 150^{m} plus loin que le précédent, et sur le côté gauche du même chemin, a été également traité en 1891 ; nous y avons créé environ 100 foyers d'infection. Au labour on a bien trouvé des vers contaminés, mais non en grand nombre, ce qui est naturel, car dans ce champ les larves ne se trouvaient pas en abondance, le propriétaire ne manquant jamais de les faire ramasser après la charrue.

En 1894 ce champ a souffert quelque peu des ravages causés par les vers blancs de la ponte de 1893.

3° Un champ ensemencé cette année (1894) en froment avait reçu l'année dernière une petite quantité de culture. L'effet produit ne s'est pas fait sentir sur la récolte de 1894, qui, en certains points a été très éprouvée ; mais au labour fait en Novembre, nous avons eu la satisfaction de constater la présence d'un très grand nombre de momies intactes et de poussières produites par les momies dissociées. Nous y avons recueilli plus de mille momies et nous sommes convaincu que la récolte prochaine sera épargnée.

4° Un champ ensemencé en sarrazin a reçu cette année la culture artificielle des parasites ci-après : *Isaria densa, Sporotrichum globuliferum* et *Isaria destructor* (parasite de *Phylloperta horticola*).

La récolte a été complètement sauvée.

5° Un petit champ ensemencé en ray-grass et trèfle a été très éprouvé. Il a fallu labourer et semer du maïs. Cette dernière culture n'a pas souffert, au labour on trouvait de nombreuses momies. Ce champ n'avait cependant pas été traité par le parasite mais il a profité du traitement des champs voisins.

Propriété de M. Ronné (fermier Templier). — Cette terre qui, autrefois, dépendait du Syndicat alors qu'elle appartenait à M. Poisson, n'en fait plus partie depuis le changement de propriétaire, ce qui fait que certains champs ont été particulièrement ravagés.

Ils ont cependant profité du voisinage des terres de M. Recton et ont même été plus épargnés que ces dernières, qui s'explique après tout. Chez M. Templier les vers blancs étaient beaucoup plus nombreux que chez M. Recton, et c'est ce qui fait que la maladie s'y est propagée plus rapidement, elle y est même restée alors que chez M. Recton elle avait une tendance à disparaître. C'est que chez ce dernier (membre du Syndicat) on procédait au hannetonnage et au ramassage des larves, ce qui ne se produisait pas chez M. Templier. Dans les champs de celui-ci il y avait donc toujours plus de larves, soit plus d'aliment pour la maladie.

Nous avions semé des cultures d'*Isaria destructor* chez M. Recton. Or, chez lui comme chez M. Templier, nous avons trouvé des larves de *Phyllopertha horticola* attaquées par l'*Isaria destructor*.

Propriété de M. Lepescheux (non syndiqué), (fermier Laigre-Courcière). — M. Lepescheux possède sur le côté gauche de la route de Gorron à Colombiers, vis-à-vis la prairie de M. Recton, un champ de la contenance d'un hectare environ qui, en 1891 et

1892, était affreusement ravagé par les vers blancs. Ce champ ne dépendant pas du Syndicat n'a reçu aucun traitement et cependant, en Juin 1892, nous avons pu y ramasser plus de 4000 momies; le champ devait en contenir au moins 20.000. Il y avait encore un assez grand nombre de vers vivants qui ont dû être rapidement détruits, car la récolte de sarrazin confiée au sol à cette époque n'a nullement souffert et a même été fort belle.

Ce champ a reçu en 1893 une nouvelle ponte et nous avons pu constater au labour d'automne que les jeunes larves y étaient très nombreuses. Mais on remarquait déjà le retour de la maladie et bon nombre de larves étaient complètement momifiées. Au labour de 1894 on ne trouvait plus de vers blancs et l'on trouvait seulement des larves de *Phyllopertha horticola* contre lesquelles, nous l'avons déjà dit, l'*Isaria densa* ne semble pas produire beaucoup d'effet.

Ce champ qui n'est qu'à 10 mètres de la prairie Recton a donc profité de l'opération faite dans le voisinage, comme cela s'était d'ailleurs produit sur les terres de M. Ronné (fermier Templier) dont il est question ci-dessus. Le résultat a même été chez ces deux propriétaires beaucoup plus complet que chez M. Recton, mais, nous le répétons, cela tient uniquement à ce que ces terrains n'étaient jamais purgés des nombreux vers blancs qu'ils contenaient, contrairement à ce qui se passait chez M. Recton. Plus les vers sont nombreux et plus la maladie se propage rapidement: cela nous paraît si naturel que nous recommandons aux cultivateurs de ne pas ramasser les vers blancs là où nous devons enfouir la culture artificielle du parasite.

Propriété de M. Bailleul. — *1° Ferme de la Haie.* Un champ de pommes de terre a reçu tardivement la culture artificielle du parasite. Les tubercules ont assez souffert, mais en bêchant, le fermier a trouvé de nombreuses momies, il est donc certain que le parasite, continuant son effet, pourra sauver la récolte prochaine.

2° Champ du Bignon. La partie plantée en carottes a reçu du champignon et a été épargnée. L'autre partie n'a rien reçu et la récolte de pommes de terre a été assez sérieusement atteinte.

Durée de l'effet produit.

Nous avons cité deux champs de M. DESVALETTES traités en 1892 et qui, depuis, n'ont jamais souffert des vers blancs, puis celui de M. LEPESCHEUX ayant profité du voisinage des terres de M. RECTON et qui, depuis 1892, également est demeuré conplètement indemne.

Mais nous pouvons citer un exemple encore plus remarquable à ce sujet.

En Avril 1891, assistant au labour d'une parcelle de terre dépendant de la métairie de St-Front près de Domfront (fermier CROUILLEBOIS), nous avons constaté dans ce terrain la présence d'un nombre considérable de momies; les vers blancs vivants y étaient presque introuvables.

Ce champ n'a jamais été traité: l'épidémie s'y est développée tout naturellement, ce qui peut tenir au voisinage de Céaucé. Il a reçu en 1892 une nouvelle ponte de hannetons, mais les larves, très nombreuses cependant, ont bien vite été attaquées, si bien qu'à l'automne on trouvait déjà de nombreuses momies et qu'au printemps suivant on ne trouvait plus une seule larve vivante. Les vers blancs n'avaient pas eu le temps de causer des dégâts le moindrement appréciables qu'ils étaient déjà tous détruits par le parasite.

Depuis cette époque il n'y a pas eu de nouvelle ponte, mais les hannetons devant sortir à Domfront au printemps 1895, il nous sera facile de constater si la nouvelle génération est attaquée comme les deux précédentes. Mais nous pouvons déjà constater la protection de ce terrain par le parasite pendant les années 1891, 1892, 1893 et 1894, peut-être même la maladie y régnait-elle avant 1891 ; le fermier n'a pu nous donner aucune indication à ce sujet.

Conclusion.

Il résulte des nombreuses expériences auxquelles nous nous sommes livré en 1894, d'abord qu'il est réellement possible, à l'aide de la culture artificielle de l'*Isaria densa*, de produire en grande surface une épidémie sérieuse sur les vers blancs, puis, que l'épidémie se propage d'autant plus rapidement que les insectes sont plus nombreux.

On avait eu à enregistrer, jusqu'à présent, un très grand nombre d'échecs, nous le reconnaissons, mais nous tenons aussi à dégager notre responsabilité et à faire remarquer que ces échecs sont dus : 1° à la mauvaise qualité des cultures livrées par certains commerçants; 2° aux modes d'emploi recommandés par les uns et par les autres, lesquels n'ont eu pour résultat que de compromettre le succès de notre découverte et de décourager pour toujours, peut-être, bien des cultivateurs qui ne demandaient cependant pas mieux que de s'imposer des sacrifices et faire tout le nécessaire pour se débarrasser d'un ennemi aussi redoutable.

La Presse agricole a enregistré et même recommandé les procédés les plus fantaisistes : nous les avons combattus de toutes nos forces, mais, bien souvent nous n'avons pas été écouté, on nous a préféré les imitateurs, les spoliateurs et alors il serait injuste de nous reprocher les mauvais résultats obtenus.

Tous ces procédés sont d'ailleurs trop compliqués pour le cultivateur, et il est préférable de lui donner un produit qu'il puisse répandre sur le sol à la manière des engrais ou des semences.

Nos expériences de 1894 ont toutes été faites de la sorte et le plus souvent nous avons profité du moment des labours pour employer le parasite.

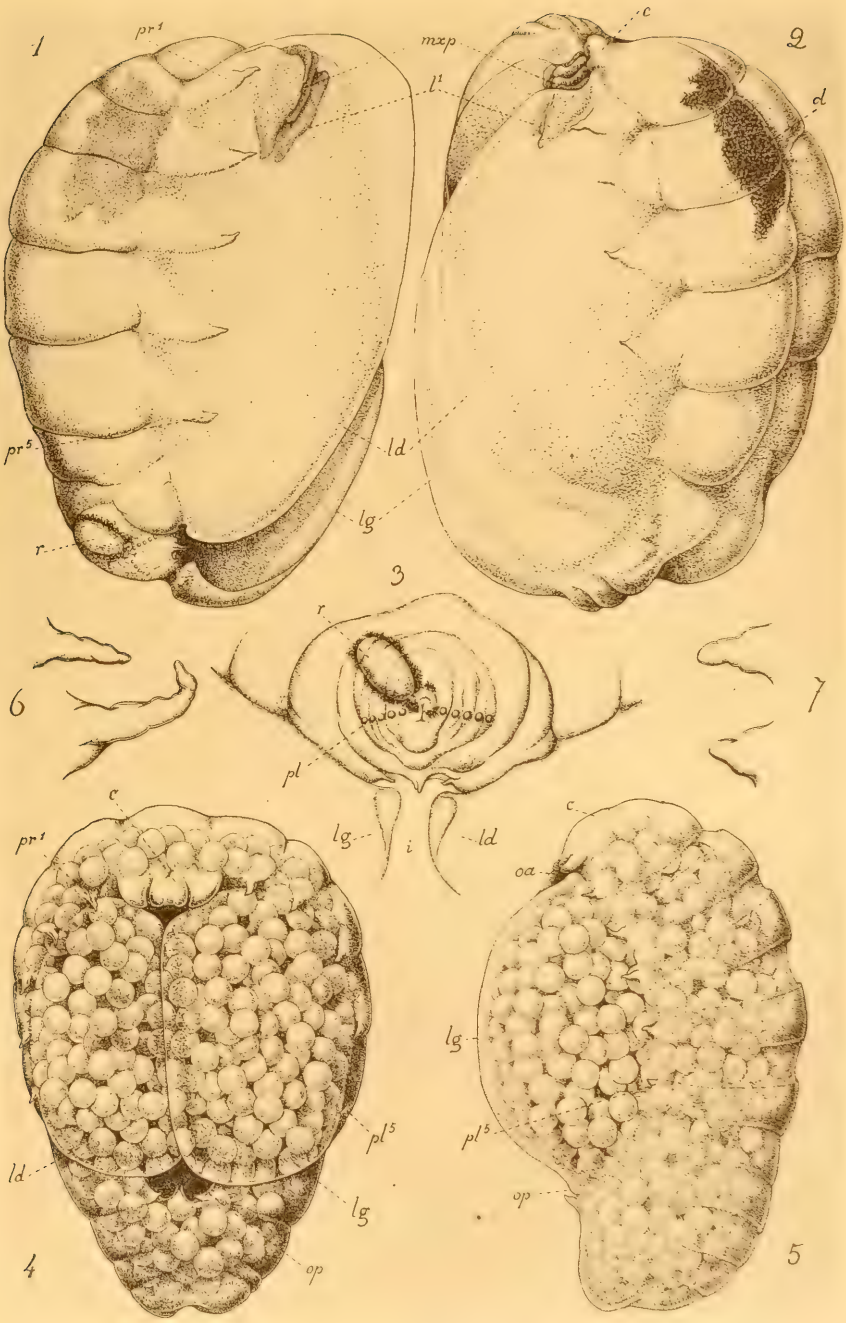
La culture était employée à la dose de 2 kilogr. (soit 4 litres) à l'hectare, ce qui, par les petits morceaux dont se compose la culture, permettait de créer environ 2000 foyers. Ces morceaux en tombant rebondissaient, laissant des traînées de spores et augmentant ainsi le nombre de foyers et la surface infestée.

Lorsque les récoltes étaient déjà sur pied, les morceaux étaient enfouis dans des trous profonds de 10 centimètres et espacés de 2 à 3 mètres suivant la quantité employée. Or, il résulte des attestations jointes à notre rapport que ces expériences, ont pleinement réussi, là surtout où elles ont pu être faites à temps. Pour toutes ces expériences nous avons fourni gratuitement la culture : le Syndicat n'y a participé que pour une somme de 200 fr. seulement.

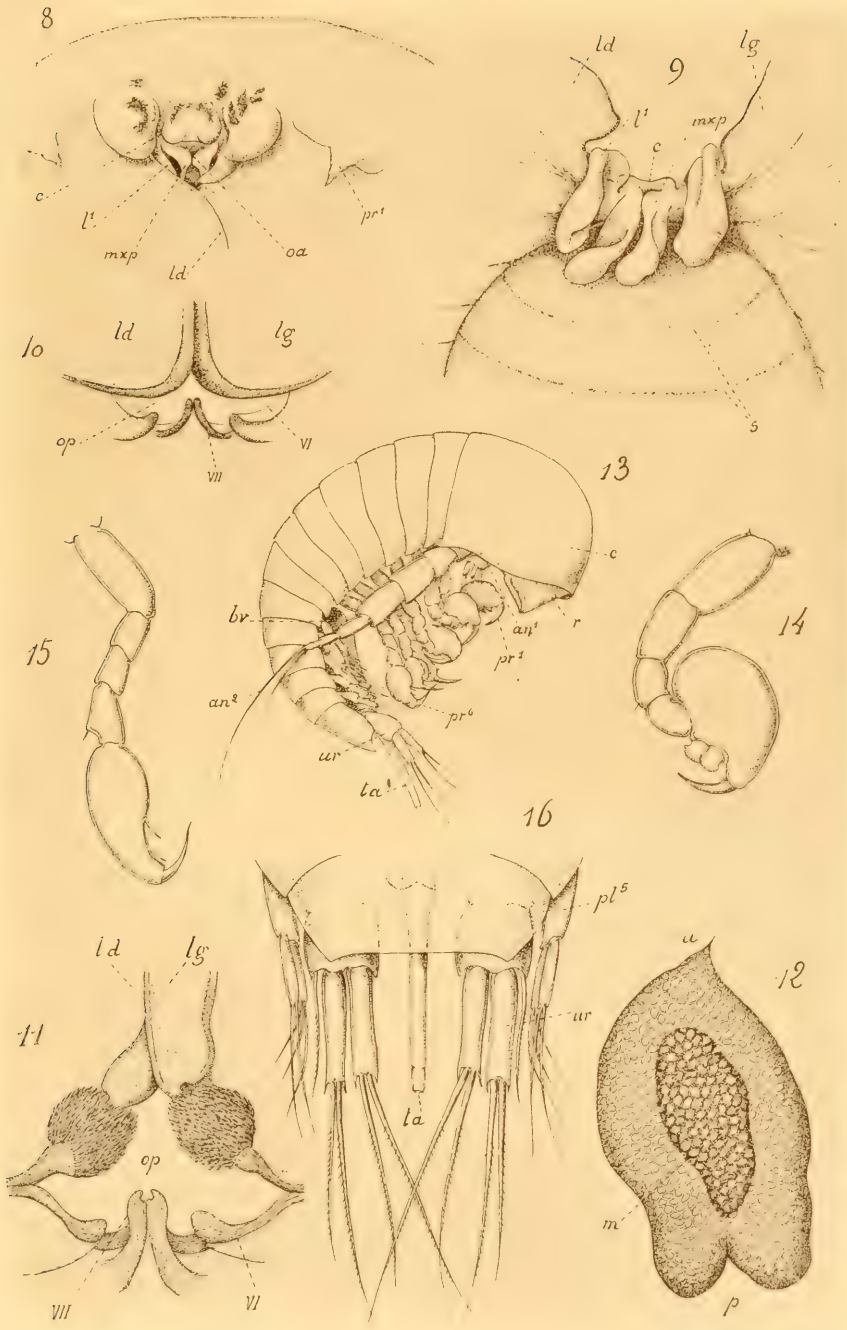
Nous serions très désireux qu'il nous fût possible de faire en 1895 de nouvelles et grandes expériences devant une commission officielle. Les terrains pourraient être choisis soit à Gorron, soit ailleurs ; l'étendue à traiter pourrait être très grande, 100 hectares, par exemple, et même davantage s'il le faut ; mais nous estimons que le moment est venu de faire connaître la valeur réelle du procédé en le dégageant de toutes les théories plus ou moins fantaisistes émises par des personnes plus soucieuses de se faire valoir à l'aide des travaux d'autrui, que de doter l'agriculture d'une arme efficace contre l'un de ses plus terribles ennemis.

(Extrait de notre rapport annuel en date du 7 Décembre 1894.)

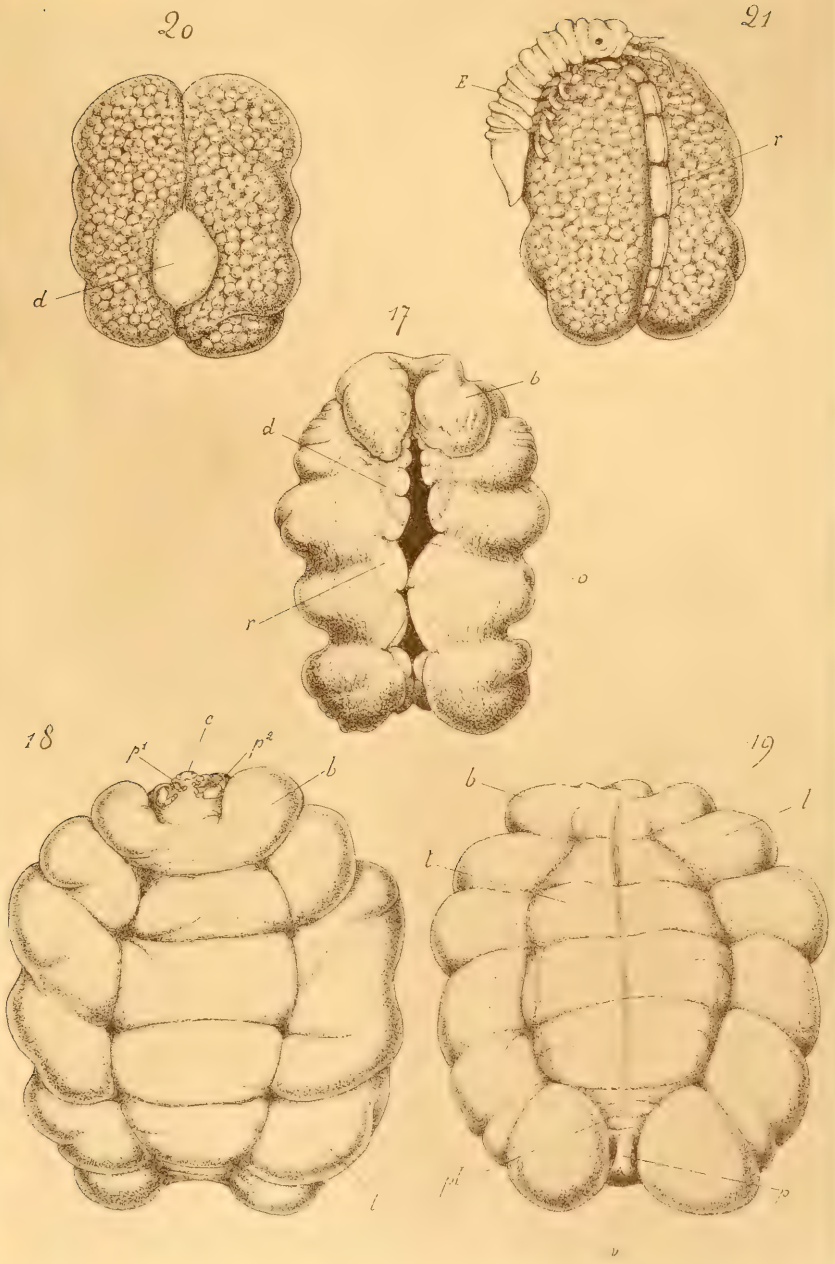
Lille Imp. L. Danel.



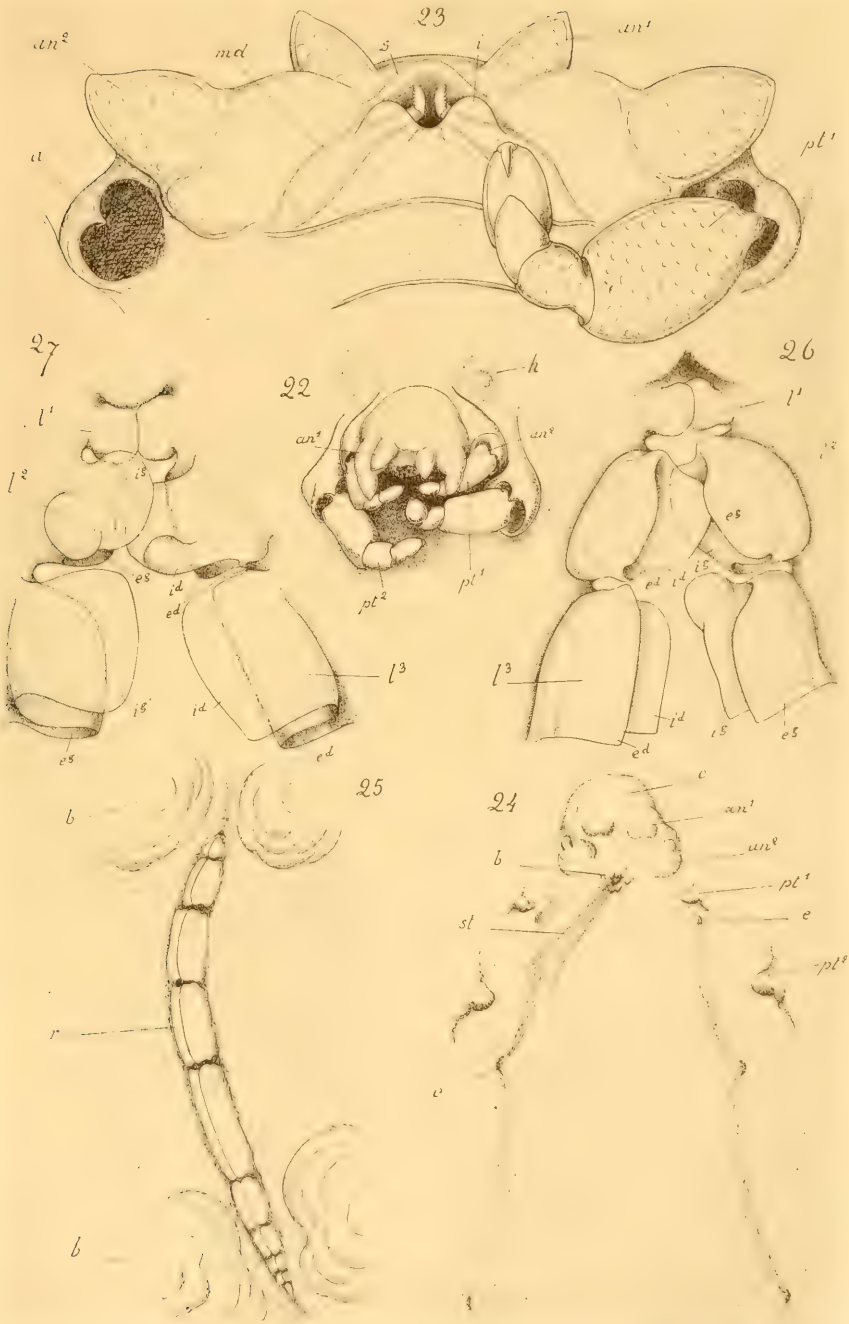
Giard et Bonnier ad. nat. del. *Phototypie Berthaud, Paris.*



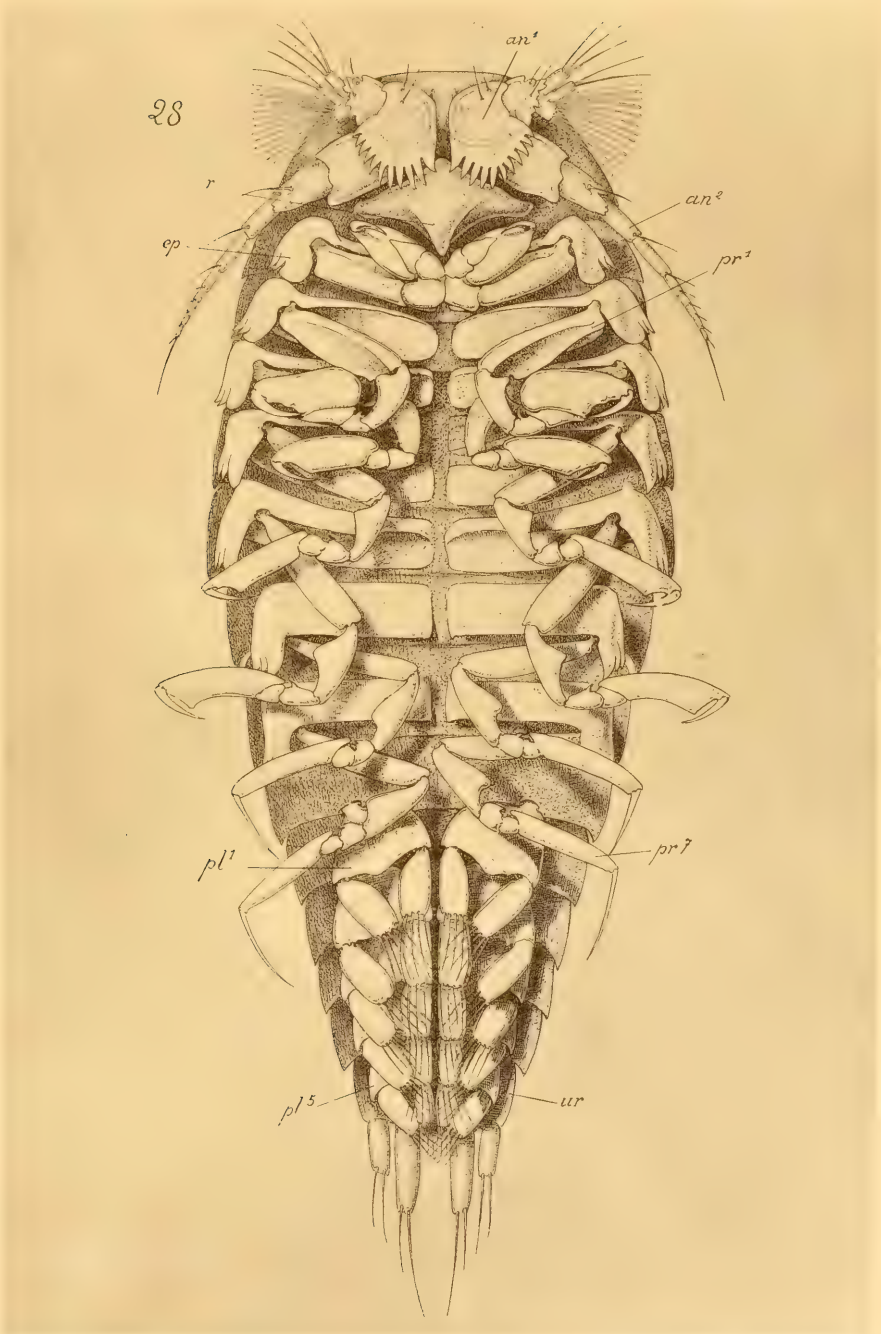
Giard et Bonnier ad. nat. del. *Phototypie Berthaud, Paris.*



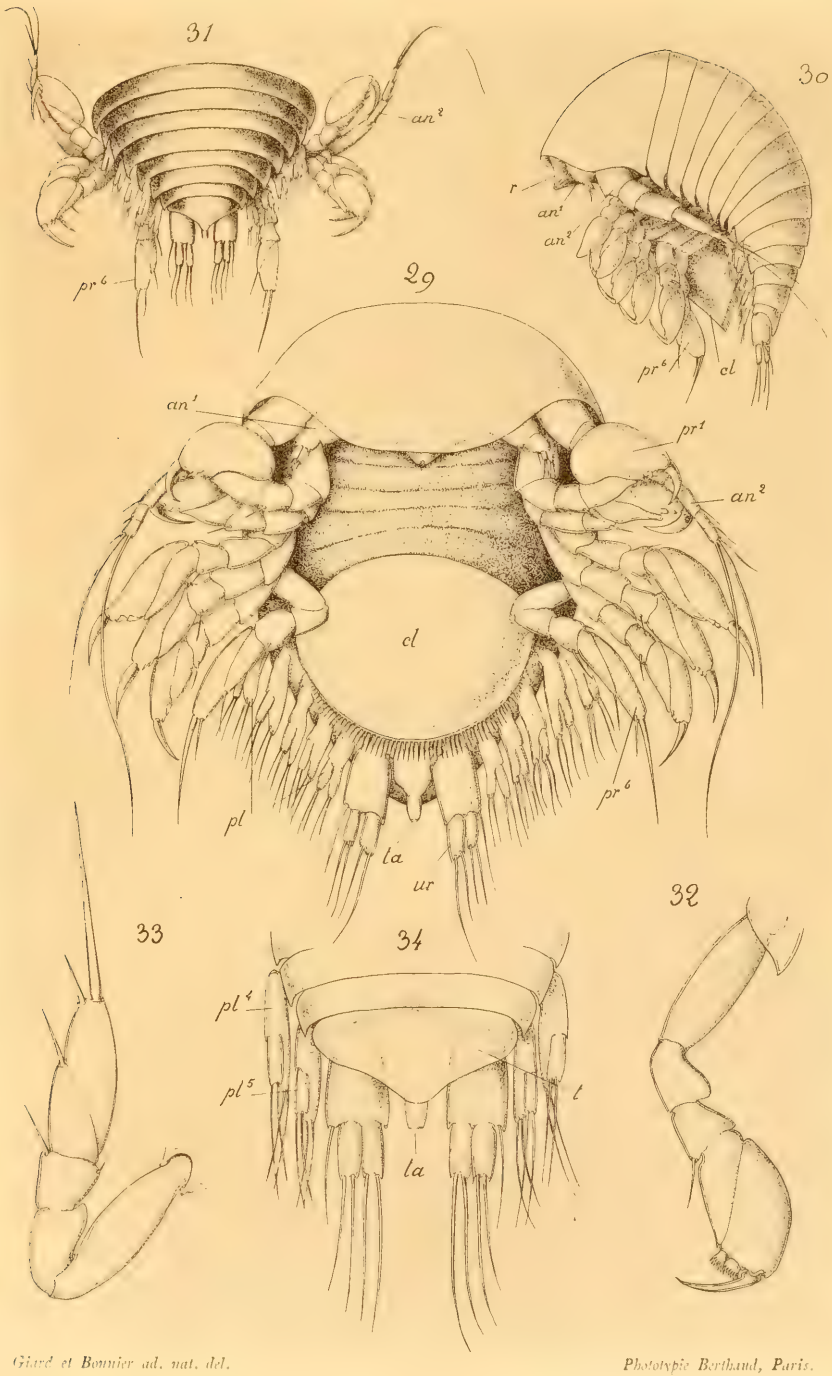
Giard et Bonnier ad. nat. del. *Phototypie Berthaud, Paris.*



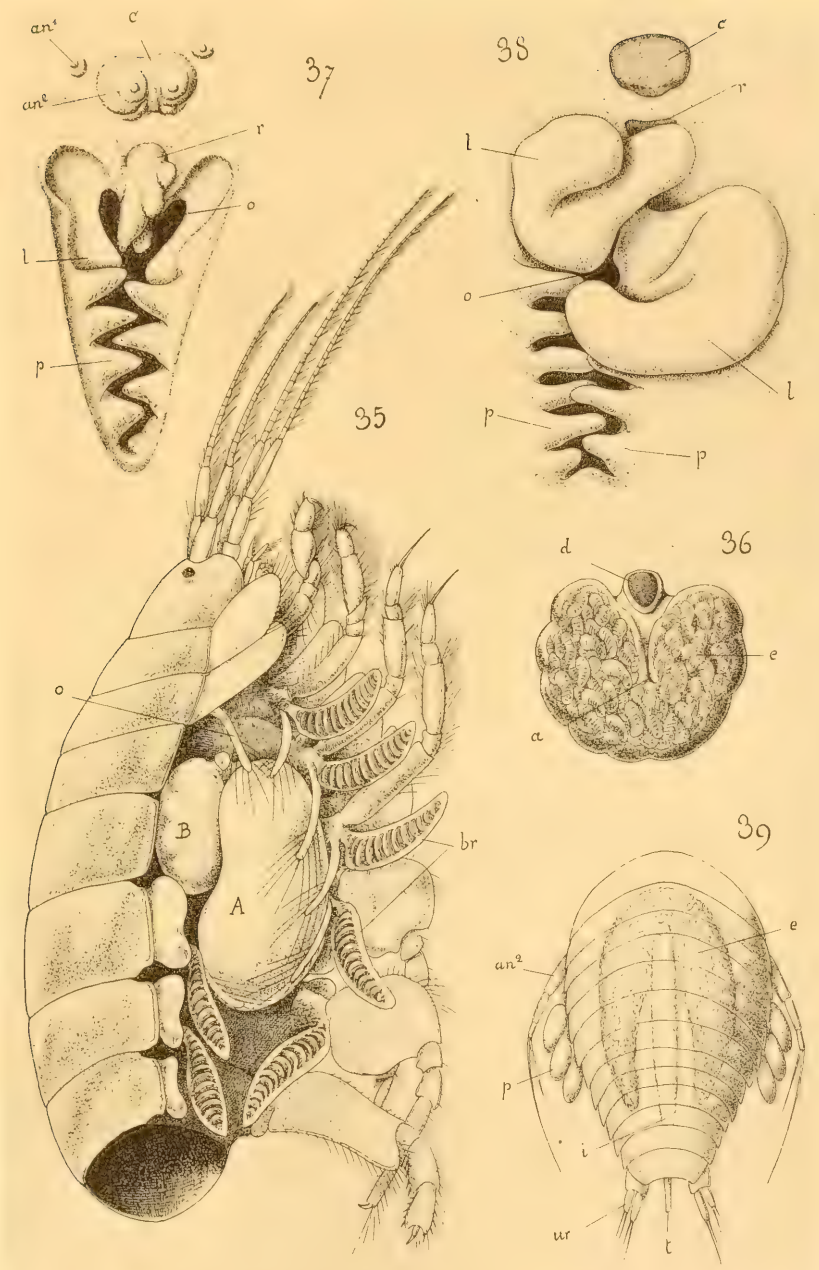
Giard et Bonnier ad. nat. del. *Phototypie Berthaud, Paris.*



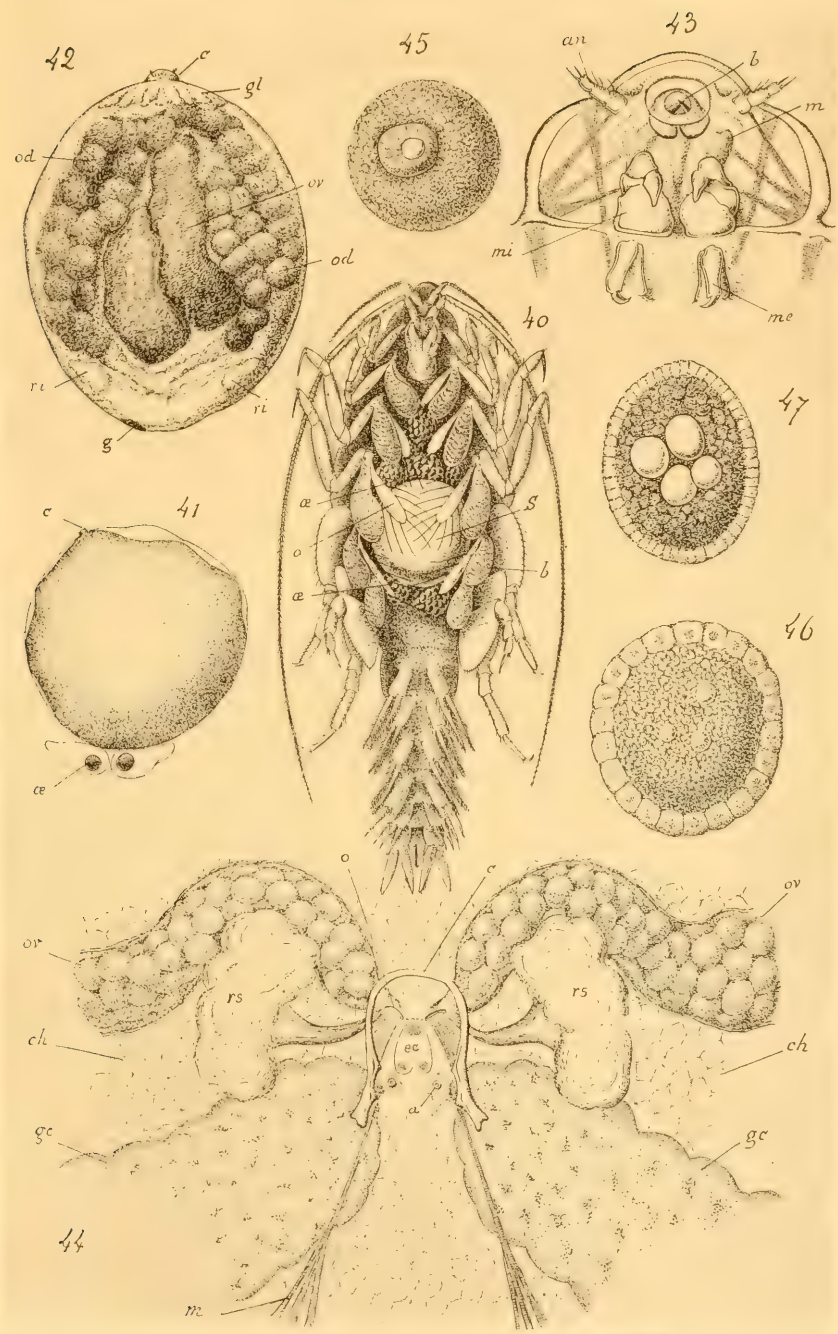
Giard et Bonnier ad. nat. del. *Phototypie Berthaud, Paris.*



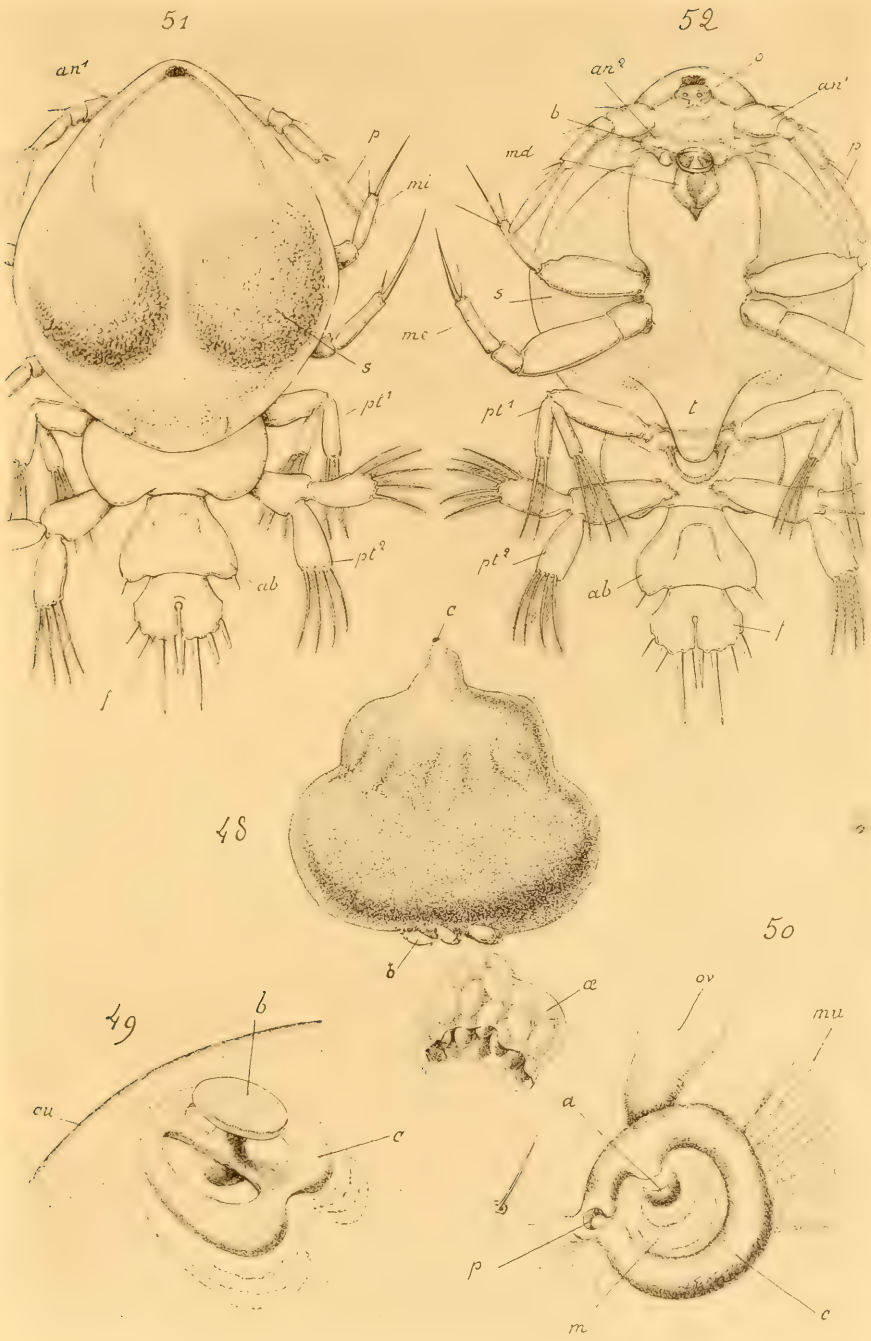
Giard et Bonnier ad. nat. del. *Phototypie Berthaud, Paris.*



Giard et Bonnier ad. nat. del. Phototypie Berthaud, Paris.



Giard et Bonnier ad. nat. del. *Phototypie Berthaud, Paris.*



Giard et Bonnier ad. nat. del. *Phototypie Berthaud, Paris.*

A partir du Tome XXV, le prix de l'abonnement est porté à 30 fr. pour Paris, et à 32 fr. pour la province et l'étranger.

TOME XXV. 1re PARTIE.

BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE

ET DE LA BELGIQUE,

PUBLIÉ PAR

ALFRED GIARD,

Professeur à la Sorbonne (Faculté des Sciences).

PARIS,

Georges CARRÉ,
Rue Racine, 3;
et
Paul KLINCKSIECK,
Rue des Ecoles, 52.

LONDRES,
DULAU & Cº,
Soho-Square, 37.

BERLIN,
FRIEDLÄNDER & SOHN
N.-W., Carlstrasse, 11.

(Sorti des presses le 23 Octobre 1893).

Publications de la Station zoologique de WIMEREUX-AMBLETEUSE

SOUS LA DIRECTION DE

Alfred GIARD,

PROFESSEUR A LA SORBONNE.

I.

BULLETIN SCIENTIFIQUE
DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE.

VINGT-CINQUIÈME ANNÉE (1893).

Le *Bulletin scientifique* paraît par livraisons datées du jour de leur publication. Chaque volume grand in-8°, contient 500 pages environ et de 15 à 30 planches hors texte.

Sans négliger aucune des parties des sciences biologiques, la direction s'attache surtout à publier des travaux ayant trait à l'Evolution (ontogénie et phylogénie) des êtres vivants. Les recherches relatives à l'éthologie et à la distribution géographique dans leurs rapports avec la théorie de la Descendance occupent aussi une large place dans le *Bulletin*.

Enfin, ce recueil peut être considéré comme le Journal de la Station maritime de *Wimereux-Ambleteuse* (Pas-de-Calais), fondée et dirigée depuis 1873 par le Professeur A. GIARD.

Les tomes I, II, III, IV, VIII, X et XI sont épuisés. Quelques exemplaires des tomes V, VI, VII et IX sont encore en vente au prix de 25 fr. le volume; les tomes XII à XVI au prix de 10 fr.; et à partir du tome XVII au prix de 40 fr. le volume.

Le tirage étant limité, ces prix seront rapidement augmentés.

PRIX DE L'ABONNEMENT A UN VOLUME :

Pour Paris..... **30** fr.
Pour les Départements et l'Étranger..... **32** »

L'abonnement est payable après la livraison de chaque volume, et sera continué, sauf avis contraire et par écrit.

Adresser tout ce qui concerne la Redaction et l'Administration à

MM. ALFRED GIARD, 14, rue Stanislas, } Paris.
JULES BONNIER, 75, rue Madame, }

Publications de la Station zoologique de WIMEREUX - AMBLETEUSE

SOUS LA DIRECTION DE

Alfred GIARD,

PROFESSEUR A LA SORBONNE.

II.

TRAVAUX DU LABORATOIRE

I. JULES BARROIS, Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires, *in-4, 305 pages, 16 planches coloriées et noires* (1877) ..... **30** fr.

II. PAUL HALLEZ, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés, *in-4°, 213 pages, 11 planches* (1879). **30** fr.

III. ROMAIN MONIEZ, Essai monographique sur les Cysticerques, *in-4°, 190 pages, 3 planches* (1880)..... **10** fr.

IV. ROMAIN MONIEZ, Mémoires sur les Cestodes, *in-4°, 238 pages, 12 planches* (1881) ..... **20** fr.

V. A. GIARD et J. BONNIER, Contributions à l'Étude des Bopyriens, *in-4°, 272 pages, 10 planches dont 6 coloriées, et 26 fig. dans le texte* (1887)..... **40** fr.

VI. EUGÈNE CANU, Les Copépodes du Boulonnais, *in-4°, 354 pages, 30 planches dont 8 coloriées, et 20 fig. dans le texte* (1892)..... **40** fr.

Dépositaires des Publications du Laboratoire de Wimereux-Ambleteuse.

Paris, GEORGES CARRÉ, 3, rue Racine ;
— PAUL KLINCKSIECK, 52, rue des Écoles ;
Berlin, FRIEDLÄNDER & SOHN, N.-W., 11, Carlstrasse ;
Londres, DULAU & C°, 37, Soho-Square.

Lille Imp. L. Danel.

Sommaire du 1er fascicule du Tome XXV :

L. Dollo. — Sur la morphologie de la colonne vertébrale.

E. Bataillon. — La métamorphose du ver à soie et le déterminisme évolutif (*6 fig. dans le texte*).

W.-A. Herdman. — Note on atrial or circumcloacal Tentacles in the *Tunicata*.

J. Massart. — Sur l'irritabilité des Noctiluques.

G. Bonnier. — Recherches physiologiques sur les plantes vertes parasites.

Ch. Julin. — Structure et développement des glandes sexuelles, ovogenèse et spermatogenèse chez *Styelopsis grossularia*.

R. Baron. — Nouvelles considérations théoriques et expérimentales sur la *Loi Delbœuf*.

F. Debray. — Liste des Algues marines et d'eau douce récoltées jusqu'à ce jour en Algérie.

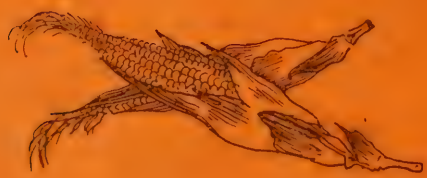
L. Dollo. — Sur le *Lepidosteus suessoniensis*.

J. Bonnier. — Notes sur les Annélides du Boulonnais : I. L'*Ophryotrocha puerilis* Clap. et Metsch., et son appareil maxillaire (*Planches I à IV*).

J. Massart et E. Vandervelde. — Parasitisme organique et parasitisme social.

Ch. Julin. — Le *Corps vitellin de Balbiani* et les éléments de la cellule des Métazoaires qui correspondent au *Macronucleus* des Infusoires ciliés.

F. Houssay. — A propos des *Éléments d'anatomie comparée* de M. Remy Perrier.



TOME XXV. 2e PARTIE.

13062

BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE

ET DE LA BELGIQUE,

PUBLIÉ PAR

ALFRED GIARD,

Professeur à la Sorbonne (Faculté des Sciences).

LONDRES,
DULAU & Cie,
Soho-Square, 37.

PARIS,
Georges CARRÉ, Rue Racine, 3;
et
Paul KLINCKSIECK, Rue des Ecoles, 52.

BERLIN,
FRIEDLÄNDER & SOHN
N.-W., Carlstrasse, 11.

(Sorti des presses le 4 Septembre 1895).

Publications de la Station zoologique de WIMEREUX-AMBLETEUSE

SOUS LA DIRECTION DE

Alfred GIARD,

PROFESSEUR A LA SORBONNE.

I.

BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE.

VINGT-CINQUIÈME ANNÉE (1893).

Le *Bulletin scientifique* paraît par livraisons datées du jour de leur publication. Chaque volume grand in-8°, contient 500 pages environ et de 15 à 30 planches hors texte.

Sans négliger aucune des parties des sciences biologiques, la direction s'attache surtout à publier des travaux ayant trait à l'Evolution (ontogénie et phylogénie) des êtres vivants. Les recherches relatives à l'éthologie et à la distribution géographique dans leurs rapports avec la théorie de la Descendance occupent aussi une large place dans le *Bulletin*.

Enfin, ce recueil peut être considéré comme le Journal de la Station maritime de *Wimereux-Ambleteuse* (Pas-de-Calais), fondée et dirigée depuis 1873 par le Professeur A. GIARD.

Les tomes I, II, III, IV, VIII, X et XI sont épuisés. Quelques exemplaires des tomes V, VI, VII et IX sont encore en vente au prix de 25 fr. le volume ; les tomes XII à XVI au prix de 10 fr. ; et à partir du tome XVII au prix de 40 fr. le volume.

Le tirage étant limité, ces prix seront rapidement augmentés.

PRIX DE L'ABONNEMENT A UN VOLUME :

Pour Paris..... **30** fr.
Pour les Départements et l'Étranger..... **32** »

L'abonnement est payable après la livraison de chaque volume, et sera continué, sauf avis contraire et par écrit.

Adresser tout ce qui concerne la Rédaction et l'Administration à

MM. ALFRED GIARD, 14, rue Stanislas, } Paris.
JULES BONNIER, 75, rue Madame, }

Publications de la Station zoologique de WIMEREUX-AMBLETEUSE

SOUS LA DIRECTION DE

Alfred GIARD,

PROFESSEUR A LA SORBONNE.

II.

TRAVAUX DU LABORATOIRE

I. JULES BARROIS, Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires, *in-4°, 305 pages, 16 planches coloriées et noires* (1877) ..... **30** fr.

II PAUL HALLEZ, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés, *in-4°, 213 pages, 11 planches* (1879). **30** fr.

ROMAIN MONIEZ. Essai monographique sur les Cysticerques. *in-4°, 190 pages, 3 planches* (1880)..... **10** fr.

IV. ROMAIN MONIEZ. Mémoires sur les Cestodes, *in-4°, 238 pages, 12 planches* (1881) ..... **20** fr.

V. A. GIARD et J. BONNIER, Contributions à l'Étude des Bopyriens, *in-4°, 272 pages, 10 planches dont 6 coloriées, et 26 fig. dans le texte* (1887)..... **40** fr.

VI. EUGÈNE CANU, Les Copépodes du Boulonnais, *in-4°, 354 pages, 30 planches dont 8 coloriées, et 20 fig. dans le texte* (1892)..... **40** fr.

Dépositaires des Publications du Laboratoire de Wimereux-Ambleteuse.

Paris, GEORGES CARRÉ, 3, rue Racine;
— PAUL KLINCKSIECK, 52, rue des Écoles;
Berlin, FRIEDLÄNDER & SOHN, N.-W., 11, Carlstrasse;
Londres, DULAU & C°, 37, Soho-Square.

Lille Imp. L. Danel.

Sommaire du 2e fascicule du Tome XXV :

Kœhler. — Sur la détermination et la synonymie de quelques Holothuries (19 *fig. dans le texte*).

Bonnier (P). — De la nature des phénomènes auditifs ; réfutation de la théorie de Helmholtz (1 *fig. dans le texte*).

Le Dantec. — Note sur quelques phénomènes intracellulaires.

Giard et J. Bonnier. — Contributions à l'étude des Épicarides ; XIX, sur les Épicarides parasites des Arthrostracés et sur quelques symbiotes de ces Épicarides (4 *fig. dans le texte et Planches* V à XIII).

Le Moult. — Destruction du Hanneton et de sa larve par l'*Isaria densa*.

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 04452